



TAPIO LINDHOLM (toim.)

## **SUKKESSIOTUTKIMUSTEN TULOKSIA SUOMEN JA SNTL:N LUONNONSUOJELUALUEILLA**

Symposio Seitsemisen kansallispuistossa ja Helsingissä 22.-26.5.1989

ТАПИО ЛИНДХОЛМ (РЕД.)

## **РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ В ОБЛАСТИ СУКЦЕССИИ НА ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ ФИНЛЯНДИИ И СССР**

Симпозиум 22. – 26.5.1989 г. в Национальном парке Сейтсеминен и в г. Хельсинки

VESI- JA YMPÄRISTÖHALLITUS  
Helsinki 1992







112

TÄPIO LINDHOLM (toim.)

## **SUKKESSIOTUTKIMUSTEN TULOKSIA SUOMEN JA SNTL:N LUONNONSUOJELUALUEILLA**

Symposio Seitsemisen kansallispuistossa ja Helsingissä 22.-26.5.1989

ТАПИО ЛИНДХОЛМ (РЕД.)

## **РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ В ОБЛАСТИ СУКЦЕССИИ НА ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ ФИНЛЯНДИИ И СССР**

Симпозиум 22. – 26.5.1989 г. в Национальном парке Сейтсеминен и в г. Хельсинки

VESI- JA YMPÄRISTÖHALLITUS  
Helsinki 1992



Etukannen kuva: Metsäpalo on voimakas muutoksen hetki sukkesio-  
kierrossa. Monet havumetsän, taigan, ominaispiirteet on selitettävis-  
sä sopeumina metsäpaloihin.

Kuva: Markku Nironen

Tekijät ovat vastuussa julkaisun sisällöstä, eikä siihen voida vedota  
vesi- ja ympäristöhallituksen virallisena kannanottona.

VESI- JA YMPÄRISTÖHALLINNON JULKAISUJA koskevat tilaukset:  
Painatuskeskus Oy, PL 516, 00101 Helsinki  
puh. (90) 56 601/julkaisutilaukset

ISBN 951-47-6396-3  
ISSN 0786-9592

HELSINKI 1992



Julkaisija  
Vesi- ja ympäristöhallitus

Julkaisun päivämäärä  
heinäkuu 1992

Tekijä(t) (toimielimestä: nimi, puheenjohtaja, sihteeri)  
Lindholm, Tapio (toim.)

Julkaisun nimi (myös ruotsinkielinen)

Sukcessiotutkimusten tuloksia Suomen ja SNTL:n luonnonsuojelualueilta - Symposio Seitsemisen kansallispuistossa ja Helsingissä 22. - 26. 1989.

Julkaisun laji	Toimeksiantaja	Toimielimen asettamispyynti
Seminaarijulkaisu	Ympäristöministeriö	

Julkaisun osat

#### Tiivistelmä

Julkaisu koostuu Seitsemisen kansallispuistossa ja Helsingissä vuonna 1989 pidetyn symposion esitelmistä. Symposio oli osaltaan suomalais-neuvostoliittolaisen ympäristönsuojelun sekakomission luonnonsuojelutyöryhmän toimintaa. Symposiossa pidettiin kaikkiaan kahdeksan esitelmää, neljä suomalaista ja neljä neuvostoliittolaista. Symposion aiheena oli kummankin maan luonnonsuojelu ja luonnonsuojelualueiden sukcessiotutkimustulosten esittely.

Suomalaiset aiheet liittyivät luonnonsuojelutyöhön, sukcessioiden välisten suhteiden tarkasteluun, luonnonmetsien ja talousmetsien luokittelun hahmottamiseen sekä metsien eliölajiston monimuotoisuuden ja sukcession välisten suhteiden tarkasteluun.

Neuvostoliittolaiset aiheet käsittelivät erilaisten ihmisen aiheuttamien häiriötilanteiden myötä syntyneitä ekologisia sukcessiotilanteita eri luonnonsuojelualueilla, Kivatsun luonnonpuiston luonnon jääkauden jälkeistä kehitystä, Viron luonnonsuojelualueiden sukcessiotutkimuksia ja Okan luonnonpuiston palon vaikutusta linnustoon.

#### Asiasanat (avainsanat)

Luonnonsuojelualueet, sukcessio, tutkimus, Suomi, Neuvostoliitto

#### Muut tiedot

Sarjan nimi ja numero	ISBN	ISSN	
Vesi- ja ympäristöhallituksen julkaisuja - sarja A 112	951-47-6396-3	0786-9592	
Kokonaissivumäärä	Kieli	Hinta	Luottamuksellisuus
145	suomi ja venäjä		Julkinen
Jakaja	Kustantaja		
Valtion painatuskeskus, PL 516, 00101 HELSINKI	Vesi- ja ympäristöhallitus, PL 250, 00101 HELSINKI		



## Издатель

Главное управление водного хозяйства и окружающей среды

## Дата публикации

07.1992.

## Автор

Линдхольм Тапио (ред.)

## Название публикации

Результаты исследований в области сукцессии на охраняемых природных территориях Финляндии и СССР - Симпозиум 22. - 26.5.1989 г. в Национальном парке Сейтсмениен и в г. Хельсинки.

## Вид публикации

публикация о семинаре

## По поручению

Министерства окружающей среды Финляндии

## Дата создания комиссии

## Тоны публикации

## Резюме

Публикация включает в себя доклады симпозиума, проведенного в 1989 г. в национальном парке Сейтсмениен и в г. Хельсинки. Симпозиум входит в деятельность Рабочей группы по охране природы Финско-советской смешанной комиссии по охране окружающей среды. В симпозиуме слушали всего восемь докладов, четыре от финской стороны и четыре от советской.

Тема симпозиума - представление результатов исследований по вопросам, связанным с охраной природы и сукцессиями на охраняемых природных территориях в обеих странах. Темы финских докладов связаны с рассмотрением взаимных отношений между работой по охране природы и сукцессиями, проектированием классификации природных и хозяйственных лесов, рассмотрением отношений между многообразием видового состава лесных живых организмов и сукцессией, а также представлением отношений между сукцессией древостоя и перелугам.

Темы советских докладов касались экологических ситуаций сукцессии вследствие разных антропогенных воздействий в разных заповедниках, развития природы территории заповедника "Кивач" в голоцене, исследований сукцессии в заповедниках Эстонии и влияния пожара на птиц в Окском заповеднике.

## Ключевые слова

заповедники, сукцессия, Финляндия. СССР, исследования в заповедниках

## Прочие сведения

## Название и номер серии

Публикации Администрации водного хозяйства и окружающей среды Финляндии - серия А 112

## ISBN

951-47-6396-3

## ISSN

0786-9592

## Общее количество страниц

145

## Язык

финский и русский

## Цена

Конфиденциальность  
Публичная

## Распределитель

Государственный типографический центр,  
П.Я. 516,  
00101 Хельсинки, Финляндия.

## Финансирование

Главное управление водного хозяйства и окружающей среды Финляндии,  
П.Я. 250,  
00101 Хельсинки, Финляндия.



Utgivare  
Vatten- och miljöstyrelsen

Utgivningsdatum  
Juli 1992

Författare (uppgifter om organet: namn, ordförande, sekreterare)  
Lindholm, Tapio (redaktör)

Publikation (även den finska titeln)

Resultat av successionstudier i Finlands och Sovjetunionens naturskyddsområder - Symposium i Seitsemien nationalpark och i Helsingfors 22. - 26. 5. 1989.

Typ av publikation	Uppdragsgivare	Datum för tillsättandet av organet
Seminaripublikation	Miljöministeriet	

Publikationens delar

#### Referat

Publikationen består av föredragen som presenterades på symposiet i Seitsemien nationalpark och i Helsingfors år 1989. Symposiet var en del av verksamheten av naturskyddsarbetsgruppen för den finsk-sovjetiska miljöskyddsblandkommissionen. I symposiet presenterades åtta föredrag av vilka fyra var finska och fyra sovjetiska. Symposiets tema var presentationen av resultaten för successionstudier i naturskyddsområder i båda länderna. Resultater av andra naturskyddsstudier var presenterades också.

De finska studierna koncentrerade sig bl.a. i naturskyddsarbetet och i relationer mellan successioner. En tema var att utforma klassifiering till ekonomi- och naturskogar. Också relationen mellan succession och biologisk diversitet i skogarna var behandlades.

Sovjetiska studier behandlade olika ekologiska successionsituationer som är förorsakade av människan i naturskyddsområdena, naturens utveckling efter glacialperioden i Kivatsu naturpark, successionstudier i naturskyddsområdena i Estland och verkan av eldsvåda på fågelvärld i Oka naturpark.

#### Sakord (nyckelord)

Naturskyddsområdena, succession, forskning, Finland, Sovjetunion

#### Övriga uppgifter

Seriens namn och nummer  
Vatten- och miljöförvaltningens publikationer -  
serie A 112

ISBN  
951-47-6396-3

ISSN  
0786-9592

Sidantal  
145

Språk  
finska och ryska

Pris

Sekretessgrad  
offentlig

Distribution  
Statens tryckericentral,  
PB 516, SF-00101 HELSINGFORS, FINLAND

Förlag  
Vatten- och miljöstyrelsen,  
PB 250, SF-00101 HELSINGFORS, FINLAND

Published by  
National Board of Waters and the Environment

Date of publication  
July 1992

Author(s)  
Lindholm, Tapio (editor)

Title of publication  
The results of succession research in Finnish and Russian nature conservation areas - Symposium in the Seitsemien National Park and in Helsinki 22. - 26. 5. 1989.

Type of publication  
Seminar publication

Commissioned by  
Ministry of the Environment

Parts of publication

#### Abstract

This publication consists of lectures which were held in a Symposium in the Seitsemien National Park and in Helsinki in 1989. The Symposium was one activity of the Finnish-Russian environmental protection Joint Commission's Nature Conservation Group. In the Symposium altogether eight lectures were held; four of them were Finnish and four Russian. The theme of the Symposium was to represent the results of succession studies in the conservation areas in both of the countries. Also the results concerning other nature conservation activities were presented.

The Finnish themes were concerning nature conservation work. One of the themes was sketching the classification of naturally and commercially used forests. Also the relations between the succession and the biological diversity in forests were examined.

The Russian themes were concerning ecological successional stages caused by human disturbance in different nature protection areas, development after Ice Age in Kivatsu Nature Park, succession studies in nature conservation areas in Estonia and the effect of fire to birds in Oka Nature Park.

#### Keywords

Nature conservation areas, succession, research, Finland, Soviet Union

#### Other information

Series (key title and no.)  
Publications of Water and Environment  
Administration - series A 112

ISBN  
951-47-6396-3

ISSN  
0786-9592

Pages  
145

Language  
Finnish and Russian

Price

Confidentiality  
Public

Distributed by  
Government Printing Centre,  
P.O. BOX 516, SF-00101 HELSINKI,  
FINLAND

Publisher  
National Board of Waters and the Environment,  
P.O. BOX 250, SF-00101 HELSINKI,  
FINLAND



SUKKESSIOTUTKIMUSTEN TULOKSIA SUOMEN JA SNTL:N LUONNONSUOJELUALUEILTA



## SISÄLLYS

	RUUHIJÄRVI, R.	
	Esipuhe.....	11
1	HAAPANEN, A.	
	Sukcessiot luonnonsuojelutoimen haasteena.....	12
2	NUHIMOVSKAJA, J. D.	
	Luonnollisten ja ihmisperäisten sukcessioiden tutkiminen VSFNT:n euroopanpuoleisen luoteisosan luonnonsuojelu- alueilla.....	16
3	LINDHOLM, T.	
	Näkökohtia luonnonmetsien ja talouskäytössä olevien met- sien luokitteluun.....	26
4	KUZNETSOV, O. L., FILIMONOVA, L. V. ja MAKSIMOV, A. I.	
	Metsien ja soiden kehityshistoria Kivatsun luonnonpuis- tossa jääkauden jälkeen.....	37
5	VÄISÄNEN, R.	
	Metsien lajiston suojelu ja sukcessio.....	46
6	KUKK, U.	
	Kasvillisuuden muutosten tutkimukset Viron luonnonpuis- toissa.....	53
7	HELLE, P. ja MÖNKKÖNEN, M.	
	Linnusto ja metsäsukcessio.....	58
8	KULESHOVA, L.	
	Okan luonnonpuiston lintukannan analysointi palonjälkei- sen sukcession kymmenvuotisen havaintojakson perusteel- la.....	62





## ESIPUHE

Suomen ja Neuvostoliiton välinen luonnonsuojeluyhteistyö on alkanut epävirallisesti 1970-luvun alkupuolella. Ensimmäinen Suomesta tapahtunut yhteydenotto koski metsäpuuran suojelua Kostamuksen seudulla.

1970-luvun lopulla yhteistyö organisoitiin Tieteellis-teknillisen yhteistoimintakomitean alaiseksi. Tällöin yhteistyötä hoidettiin kummankin maan maatalousministeriöissä olevissa luonnonsuojeluyksiköissä. Tärkeimpinä yhteistyön kohteina olivat luonnonsuojelualueisiin ja uhanalaisiin lajeihin liittyvät suojelukysymykset.

Yhteistyö aktivoitui 1985, kun solmittiin maiden välinen sopimus yhteistyöstä ympäristönsuojelun alalla. Osapuolina olivat kummankin maan ympäristöministeriöt. Luonnonsuojelun työryhmä on yksi tällöin muodostetun sekakomission kuudesta työryhmästä. Viime vuosina ovat keskeisiksi yhteistyön kohteiksi tulleet valtakunnan rajan läheiset suojelukysymykset, yhteistyö Baltian maiden, erityisesti Viron, Karjalan Autonomisen Neuvostotasavallan ja viimeksi Muurmannin alueen kanssa. Ystävyyden luonnonsuojelualue on yhteistyön merkittävin saavutus. Sen asema on kummankin maan lainsäädännössä vahvistettu 1990 ja parhailleen on alkamassa tutkimusyhteistyö. Tavoitteena on, että luonnonsuojeluyhteistyö laajenee ja saa myös spontaaneja muotoja siten, että tutkimusyksiköiden ja luonnonsuojelualueiden henkilökunta voi suoraan osallistua yhteistyöhön sovitun toimenpideohjelman lisäksi. Tämä sukkessiotutkimusten tuloksia käsittelevä symposium on esimerkki luonnonsuojelututkimusta koskevasta yhteistyöstä.



Rauno Ruuhijärvi  
Luonnonsuojelutyöryhmän  
Suomen osapuolen puheenjohtaja

# 1 SUKKESSIOT LUONNONSUOJELUTOIMEN HAASTEENA

Antti Haapanen

Maaailman luonnonsuojelustrategia vuodelta 1980 määrittelee luonnon ja luonnonvarojen käytön ekologiset tavoitteet. Melkoinen osa tavoitteista kuten esimerkiksi kestävän hyödyntämisen periaate tulee toteuttaa luonnonvarojen käytön ja hoidon yhteydessä. Erityiseksi luonnonsuojelutehtäväksi muodostuu normaalissa hallinnossa lähinnä luonnon monimuotoisuuden säilyttämiseen tähtäävät toimet.

Tämän vuosisadan aikana elollisen luonnon suojelu on hakenut uomiaan. Vuosisadan alkupuolella korostettiin luonnon erikoisuuksien suojelun tärkeyttä mukaan lukien uhanalaiset lajit, jotka kuitenkin olivat useimmissa tapauksissa liiallisen pyynnin kuten metsästyksen uhkaamia.

## Eliömaantieteellinen lähtökohta

Kasvimaantiede on antanut hyvän tieteellisen pohjan luonnonsuojeluteorialle jo useiden vuosikymmenien ajan. Suomen luonnonsuojelun uranuurtajat kuten prof. Kaarlo Linkola, prof. Viljo Kujala, prof. Niilo Söyrinki ja prof. Reino Kalliola ovat olleet kasvimaantieteilijöitä.

Eliömaantieteen lähtökohdat edellyttävät luonnonalueiden luokittelua. Sen perusteella etsitään suojelua tarvitsevat luonnontyypit ja alueet. Suomen luonnonsuojelusuunnittelu on ollut etupäässä eliömaantieteen teorian soveltamista. Näin ovat syntyneet mm. kansallispuistojen kehittämisohjelma, soiden, lintuvesien ja äskettäin valmistunut lehtojen suojelun ohjelmat. Työtä riittää tämän teorian sovellutuksessa vielä pitkäksi aikaa myös tulevaisuudessa.

## Autekologinen lähtökohta

Uhanalaisten eliölajien suojelu on noussut viime aikoina tärkeäksi luonnonsuojelutehtäväksi. Siihen on kiinnitetty huomiota niin Neuvostoliitossa kuin Suomessakin. Enää ei kuitenkaan ole kysymys kookkaiden metsästyksen vuoksi hävinneiden lajien suojelusta vaan mitä monimuotoisimmista lajiryhmistä ja siten myös ne tekijät, jotka ovat uhanalaisuuden taustalla, ovat hyvin erilaisia. Ihmisen välilliset vaikutukset ovat nykyään tärkein uhanalaisuuden tekijä. Lajien suojelussa autekologinen tutkimus ja sen sovellutus ovat ensiarvoisen tärkeitä.

## Suklessioiden huomioonottaminen luonnonsuojelussa

Päivän teema, suklessio ja sen huomioonotto luonnonsuojelussa, on hyvin monimutkainen kysymys. Luonnon dynamiikka voi olla todella monimuotoista ja olosuhteiden mukaan vaihtelevaa. Miten tämä kysymys otetaan huomioon käytännön toiminna on vielä suurelta osin ratkaisematon ongelma. Sen vuoksi yhteistyön luominen ja kokemusten vaihto alalla on varmaan molemmille osapuolille tärkeää.

Luonnonsuojelun kannalta ns. Leopoldin komitea 1963 Yhdysvalloissa oli käsittääkseni merkittävä asiakirja suklession hyväksymisen kannalta eräänä käytännön haasteena. Tuossa komiteassa esitetään, että Yhdysvaltain kansallispuistojen hoidossa on otettava lähtökohdaksi se luonto, joka vallitsi ennen valkoisen ihmisen saapumista. Komitea toteaa intiaanien sytyttämät ja luonnonkulot merkittäviksi tekijöiksi luonnon muokkaajina. Näiden tekijöiden pitäisi antaa edelleen toimia.

Kuusi vuotta raportin julkaisemisen jälkeen kävin Yellowstonen kansallispuistossa. Näin siellä erään alueen, jota oli yritetty polttaa matkien näin salaman sytyttämää kuloa. Viime kesänä siellä paloi valtavat alueet eikä luonnon kulojen simulointia enää tarvita.

## Tehtävät Suomessa

Leopoldin komitean innoittamana kirjoitin 23 vuotta sitten niistä luonnonsuojelualueiden luonnonhoitotarpeista, jotka tulisivat Suomessa kyseeseen mm. kulojen saamiseksi jälleen vaikuttamaan luonnonsuojelualueilla. Käytännön toimiin ei ole vielä juuri päästy. Patvinsuon kansallispuistossa piti olla kesällä 1988 kulotus, jossa oltaisiin matkittu luonnonkuloa, mutta loppukesän sateisuus mitätöi sen.

Suklessioilmiöt ovat jo Suomen kokoisessa maassa hyvin monimuotoiset. Neuvostoliitossa niiden täytyy olla vielä paljon runsaammat. Jääkauden jälkeinen maan kohoaminen, joka on selkein laakealla Pohjanmaan rannikolla, antaa ainutkertaisen mahdollisuuden seurata primaarisuklessiota. Sen kehityksen vaiheista tulisi voida säilyttää näytteitä. Tämä primaarisuklessio johtaa monimuotoiseen luonnon kehitykseen kuten rantakasvillisuudesta metsiin tai suolaisen veden ekosysteemistä makean veden altaan kautta kehittyviin soihin.



Metsien sekundaarisuknessiot ovat olleet primaarisuknessioita enemmän suomalaisen tutkimuksen kohteena. Omat melko vähäiset kokemukset metsäkulojen tutkimuksesta vakuuttivat ainakin minut siitä, että kulojen vaikutukset metsiin ovat todella moninaiset riippuen maaperästä, puulajeista, valitsevista sääolosuhteista palon syttyessä eräitä seikkoja mainitakseni. Saatoin kesällä 1988 katsella Neuvostoliitossa Kostamuksen luonnonsuojelualueella pintakulon vaikutusta harjumetsään.

Sopivilla kuloalttiilla alueilla luonnonkulot ovat ilmeisesti pyyhkäisseet alueiden läpi varsin tiuhaan, ehkä muutaman vuosikymmenen välein. Äskettäin eräässä Suomessa tehdyssä julkaisussa todettiin eräiden kuusikoiden sääs-tyneen vuosisatoja palamatta.

Yhdysvalloissa saatettiin ottaa lähtökohdaksi luonto ennen valkoista ihmistä. Vanhalla mantereella ei tilanne ole yhtä yksinkertainen. Meidän on hyväksyttävä myös erääksi luonnon elementiksi eränkävijän ja alkeellista maataloutta harjoittaneen ihmisen vaikutus luontoon, joka sitten on muuttunut aikojen kuluessa nykytilanteeksi.

Viimeaikaiset tutkimukset ovat selkeästi paljastaneet monien kasvi- ja eläinlajien olevan riippuvaisia ihmisen aiheuttaman sekundaarisuknession eri vaiheista. 1800-luvulla saattoi jopa yli 70 % metsämaista olla kaskenviljelyn täysin muuttamia. Kun kaskiviljelyä oli jatkunut satoja vuosia siihen liittyvän karjatalouden kanssa, on sillä ollut aikanaan todella suuri merkitys suomalaisen luonnon peruspiirteisiin. Tällä hetkellä kaskitalouden viimeiset rippeet ovat häviämässä. Tarkoituksena on perustaa ainakin joku kaskitalouden luoman maisematyyppin säilyttämiseen tähtäävä luonnonsuojelualue Savoön.

Ilman saasteet vaikuttavat elollisen luonnon kehittymiseen myös luonnonsuojelualueilla. Saasteet nimenomaan saattavat muuttaa luonnon omia suknessiosarjoja ja luoda aivan omia. Miten näihin tulee suhtautua?

#### Ongelman luomat kysymykset

Jotta voisimme ottaa suknessioilmiön huomioon käytännön luonnonsuojelutoiminnassa, tulisi ongelmien ratkaisemiseksi harjoittaa sekä perustutkimusta, soveltavaa tutkimusta että kokeilutoimintaa.

Tuskin tutkimus antaa vielä edes riittävää tietoa siitä, minkälaisia suknessiosarjoja luonnonsuojelussa tulisi ottaa huomioon. Tämä edellyttää siis perusselvityksiä.

Suknessiosarjat tulee kuvata hyvin ja ottaa siinä huomioon luontaiset vaihtelut sarjoissa (vrt. esim. kulojen vaikutukset eri oloissa).

Voidaanko luonnonvoimien antaa toimia myös nykyoloissa? Ellei, niin miten voidaan simuloida luonnon ilmiöitä? Ovatko nykyiset luonnonsuojelualueet riittävän suuria sukkessiosarjojen säilyttämiseen?

Ilmeisesti luonnonsuojelualueiden hoidossa joudutaan siirtymään luonnonhoidollisiin toimiin, jotka edellyttävät erittäin pitkälle koulutettua ja harjoitettua henkilökuntaa. Suomen luonnonsuojelualuehallinnolla on ollut jo tähän asti suuria vaikeuksia saada erikoistunutta henkilökuntaa.

#### Käytännön ehdotus

Käsitykseni mukaan kulon ja myrskyn aloittamat sekundaarisuknessioilmiöt ovat molemmille täällä edustetuille osapuolille varsin tärkeitä ilmiöitä. Ehdotankin, että symposion aikana pyritäisiin ainakin näiden piiristä löytämään sellaiset sekä tieteelliset tutkimusaiheet että käytännölliset kehittämistehtävät, jotka voitaisiin ottaa yhteistyön kohteeksi lähivuosina. Tähän ongelmakenttään luen mukaan ne erittäin uhanalaiset eläin- ja kasvilajit, jotka ovat riippuvaisia sukkession eri kehitysvaiheista. Me suomalaiset olisimme varmaan valmiit esittämään kysymyksiä eräiden tällaisten lajien esiintymisestä ja elinympäristövaatimuksista.

#### K I R J A L L I S U U S

Haapanen, A. 1965: Alkuperäisen luonnon suojelu (Summary: The conservation of virgin nature). - Suomen Luonto 24: 8-16 & 34-35.

Leopold, A.S., Cain, S.A., Cottam, C.M., Garrielson, I.N., Kimbal, T.L. 1953: Wildlife management in national parks.

## 2 LUONNONLLISTEN JA IHMISPERÄISTEN SUKKESSIÖIDEN TUTKIMINEN VSENT:N EUROOPANPUOLEISEN LUOTEIOSAN LUONNONSUOJELUALUEILLA

J.D. Nuhimovskaja

Neuvostoliitossa kasvipeitteen muutoksia tutkitaan jatkuvasti luonnonpuistoissa ja SNTL:n Tiedeakatemian biogeoknologisilla asemilla. Luonnonpuistot soveltuvat hyvin sukkessioiden tutkimiseen, koska ne on kokonaan poistettu talouskäytöstä ja varattu jatkuvaan tutkimuskäyttöön. Vakituiset tutkijaryhmät tekevät koealoilla ympärivuotisia tutkimuksia.

Luonnonpuistoissa sukkessiota tutkitaan vuosittain toteutettavan erityisen Luontokronikaksi (Letopis' prirody, Filonov, Nuhimovskaja, 1985) nimetyn tutkimusohjelman osana, mutta niitä voidaan tutkia myös itsenäisinä hankkeina. Luontokronikka-ohjelman tutkimusten päätavoite on selvittää luonnon kehityksen ja luonnollisen dynamiikan paikallisia ja ajallisia lainalaisuuksia sekä luonnollisten tai antropogeenisten tekijöiden niihin aiheuttamien häiriöiden syyt ja seuraukset (Isakov, 1983).

Kasvillisuusmuutoksia tutkitaan käyttäen apuna suoria tai välillisiä tutkimusmenetelmiä, joita yksityiskohtaisemmin on kuvannut V.D. Aleksandrova (1964). Ensiksi mainittuihin kuuluvat pysyvillä tai vaihtuvilla koealoilla tehdyt havainnot; kokeellinen menetelmä; säilyneiden kasvijänteiden tutkimusmenetelmä; menetelmä, jossa verrataan nykyistä kasvillisuutta vanhoihin piirroksiin, karttoihin ja metsänarviointikuvauksiin; eri vuosilta olevien metsätalouden järjestelyaineistojen vertailu ym. Välillisiin menetelmiin luetaan esim. alueellisia ekologis-kasvustollisia sarjoja muodostavien yhteisöjen vertailututkimusmenetelmä, ekologisten reliktien menetelmä ja yhteisöjä muodostavien populaatioiden ikärakennetutkimusmenetelmä (demografinen analyysi). Luonnonpuistoissa ovat suositteluvimpia sellaiset tutkimusmenetelmät, jotka eivät aiheuta luonnolle häiriötä.

Maan pinnalla suoritettavien tutkimusten ohella käytetään kaukokartoitusmenetelmiä - sekä koko luonnonpuiston että yksittäisten dynaamisimpien alueiden tai lähteiden toistuvia ilma- ja satelliittikuvauksia. Kehityksestä voidaan tehdä johtopäätöksiä myös vertailemalla vanhoja ilmakuvaineistoja 10 - 20 vuoden välisiltä ajanjaksoilta sekä uusia valokuvia ja vanhoja karttoja viimeisten 50 - 100 vuoden ajalta (Vinogradov, 1983 a, b).

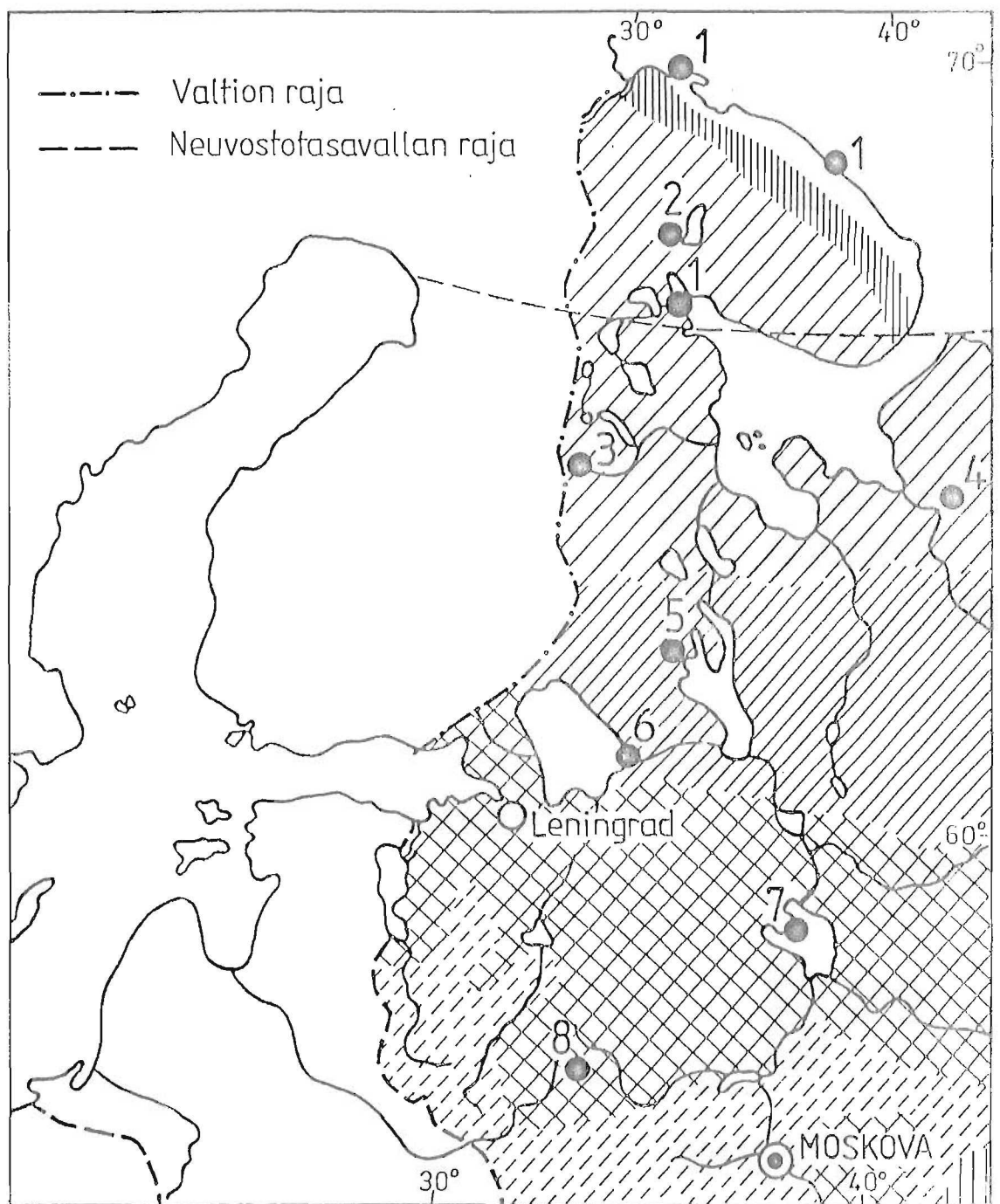
Luonnonpuistojen tutkimukselle ovat kuitenkin luonteenomaisimpia pitkäaikaisseurannat määrättyillä, monien vuosien ajan samoina pysyvillä vakioalueilla ja linjoilla. Niiltä ja niiden ympäristöstä tehdään monenlaisia laadullisia ja määrällisiä havaintoja ekosysteemien eri osaluueilta. Koealojen koko täytyy suunnitella pitkäaikaista seurantaa varten. Naapuriyhdyskuntien (esim. metsä ja niitty, metsä ja suo) välisten rajojen siirtymisen seuraamiseksi perustetaan niiden rajojen poikki tutkimuslinjat. Pysyvistä koealoista ja muista koealoista laaditaan kuvaukset, jotka sisältävät niiden yleis- ja erikoistiedot (Metodisuositukset valtion luonnonpuistojen pysyvien koealojen sijoittamisesta, alueellisesta organisoinnista ja aineiston laatimisesta 1987; Rysin ym. 1988). Tutkimustyöhön voidaan ottaa mukaan myös muiden tieteellisten laitosten tutkijoita. Kiinnostavimpia ovat eri alojen asiantuntijoiden yhteiset tutkimukset.

Seuraavassa luodaan lyhyt katsaus VSFNT:n Euroopan puoleiseen luoteisosaan kuuluvien kahdeksan luonnonpuiston luonnollisten ja antropogeenisten sukkessioiden tutkimuksiin (kuva 1).

Kantalahden luonnonpuisto (perustettu v. 1932, pinta-ala 58 100 ha, Barentsin meren puoleiset alueet kuuluvat tundravyöhykkeeseen ja Vianan meren puoleiset alueet pohjoiseen taigaan). Tällä alueella on tutkittu Vianan merestä kohoavien saarten sukkessioita. On selvitetty kasviyhdyskuntien kolme luonteenomaisinta ekologista sarjaa (kivihiekka, hiekka ja muta). Ekologisen sarjan jokaista vaihetta tarkastellaan kasvillisuuden kehittymisen sukkessiovaiheena (Breslina, 1965). On seurattu myös primaarisen eli kasvillisuutta vailla olevien alueiden kehitystä ja sekundaarisen, ornitogeenisen kasvillisuuden muodostumista kolonioita muodostavien merilintujen pesimäpaikoilla niiden erityis-, tallaus- ja kaivamistoiminnan seurauksena. Ornitogeenista sekundaarikasvillisuutta muodostuu useimmiten kuiville variksenmarjaa (*Empetrum nigrum*) kasvaville keidassoille, hietikkojen *Leymus arenarius* -mättäiköille, soille ja merenrantaniittyille. On tehty havaintoja ornitogeenisen kasvillisuuden muodostumisesta ja palautumisesta kliimaksivaiheeseen - varvikkotundraan, vesilintujen lajikoostumuksesta, lukumäärän vaihteluista, esiintymispaikoista ja käyttäytymisen luonteesta.



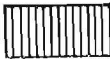
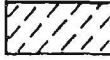



Lapin biosfäärialue (1930, 278 400 ha). N.M. Puškina (1960) on julkaissut 22 vuoden tutkimuksen tulokset (1936 - 1958), jotka koskevat kasvillisuuden luonnollista uudistumista Lapin luonnonpuiston (mänty-, kuusi-, kuusimänty- ja koivumetsien) metsäkuloalueilla. Tekijä käytti menetelmää, jossa eri-ikäisten kuloalueiden tutkimus oli yhdistetty 48 pysyvän koealan jaksottaisen tutkimisen kanssa, mikä antoi mahdollisuuden kuvata tarkasti kaikkia palon jälkeisiä sukkessiovaiheita 100-150 vuoden ajalta. Mäntymetsät palavat yleensä maapalona, mutta mänty-kuusimetsissä ja kuusimetsissä havaittiin myös latvapaloja.





Kuva 1. VSFNT:n Euroopan puoleisen luoteisosan luonnonpuis-  
tot. 1. Kantalahden luonnonpuisto, 2. Lapin luonnonpuisto, 3.  
Kostamuksen luonnonpuisto, 4. Pinegan luonnonpuisto, 5. Ki-  
vatsun luonnonpuisto, 6. Ala-Syvärin luonnonpuisto, 7. Dar-  
winin luonnonpuisto, 8. Keskimetsävyöhykkeen luonnonpuisto.

## Kasvillisuustyyppit:

	tundra		etelätaigan metsät
	metsätundra		sekametsät, jossa jaloja lehtipuita
	pohjoistaigan metsät		jalolehtipuumetsät
	keskitaigan metsät		

Kuloalueilla, jonka mäntypuustosta on vahingoittunut vähintään 75 %, männyn uudistuminen on heikkoa. Mikäli siementä oli olemassa, kuloalueen täydellinen siementyminen tapahtuu keskimäärin 10 - 15 vuoden kuluttua palosta. Suotuisimmat männyn uudistumisolosuhteet havaitaan kuusi-mäntymetsissä metsittyneiden ylänköjen loivilla rinteillä, hyvin kehittyneen Polytrichum juniperum -sammalikon keskellä. Kuusi uudistui huonosti kaikilla niillä kuloalueilla, missä sitä kasvoi ennen paloa. Ensimmäiset yksittäiset kuuset ilmaantuvat kuloalueille 10 - 15 vuoden kuluttua palosta ja harvaa epätasaista taimikkoa aikaisintaan 35 - 50 vuoden kuluttua. Mustikkaa kasvavassa kuusimetsässä havaitaan voimakasta kuusettumista vasta 60 - 70 vuoden kuluttua palosta. Kuusi-mänty-metsissä, missä kuusen sijalle ei tule koivu, vaan mänty, kuusi ilmaantuu myöhemmin, tavallisesti aikaisintaan sadan vuoden kuluttua.

Palon jälkeen koivu korvaa kuusen kuusimetsissä, tasankomaiden kuusi-koivumetsissä sekä harvapuustoisissa kuusimetsissä; kuusi-mänty-metsissä ja kuivissa mänty-kuusimetsissä kuusen tilalle tulee mänty; vuoristoisissa harvapuustoisissa kuusi-mänty-metsissä männyn ja kuusen korvaa tunturikoivu muodostaen sekundaarisia koivikkoja.

Varpukasvien (puolukan, kanervan ja sianpuolukan) määrä kasvaa mäntymetsissä palon jälkeen, muissa metsämuodostumissa taas kasvaa eräiden heinä- ja ruohokasvien määrä. Orgaanista kasvualustaa vaativat kasvit (variksenmarja, liekokasvit, vaivaiskoivu, suopursu) häviävät pitkäksi aikaa.

Kuloalueiden pintakasvillisuus käy läpi seuraavat vaiheet:

jäkäläyhdyskunnissa:

- I avoin varpukasvillisuus
- II karhunsammal-varpukasvillisuus (varpukasvien ja Polytrichum-sammalien muodostama kasvillisuus, jossa varpukasvit ovat vallitsevina)
- III pikarijäkälien (Cladonia botrytes, Cladonia deformis, Cladonia cornuta) domianssi (40 - 45 vuoden kuluttua palosta kuloalue soveltuu porojen laiduntamiseen)

- IV mietoporonjäkälän (Cladonia mitis) dominanssi
- V loppuvaihe: palleroporonjäkäla (Cladonia stellaris) dominanssi

jäkälä-lehtisammal-yhdyskunnissa:

- I varpukasvillisuus
- II varpukasvillisuus, jossa on mukana pikarijäkälää (Cladonia botrytes, Cladonia deformis, Cladonia cornuta)
- III metsäsammalien alkava uudistuminen varpukasvien ja Dicranum-sammallajien ollessa vallitsevina
- IV loppuvaihe: varpukasvien, tyypillisten metsäsammalien ja poronjäkäliden (Cladonia mitis, Cladonia uncialis) muodostama sekakasvusto

lehtisammalyhdyskunnissa:

- I erilaisten ruohokasvien ja varpukasvien muodostama kasvipeite
- II varpukasvi-karhunsammal-kasvillisuus (varpukasvien ja Polytrichum-sammalien muodostama kasvillisuus, jossa sammat ovat vallitsevina)
- III metsäsammalien alkava uudistuminen Dicranum-sammallajien ollessa vallitsevina
- IV loppuvaihe: tyypillisten metsäsammalien (Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens) dominanssi.

Useimmilla kuloalueilla männyn paras uudistumisaika on ensimmäisen vaiheen lopussa ja toisen vaiheen alussa (kehittynyt Polytrichum-sammalkasvillisuus) eli noin 8 - 10 vuoden kuluttua palosta; kuusella paras uudistumisaika osuu vaiheeseen, jossa sammat alkavat uudistua eli noin 40 - 50 vuotta vanhoilla kuloalueilla. On analysoitu toistuvien palojen seurauksena tapahtuvia tärkeimpiä muutoksia.

Palot vahvistavat joidenkin pohjoisten yhteisöjen, ensisijassa harvapuustoisten metsikköjen, metsätundrarakennetta. Toisaalta kuloalueilla havaittiin mainittuina vuosina merkkejä myös metsän runsastumisesta, minkä tekijä yhdistää alueen ilmaston lämpiämiseen.

Lapin luonnonpuisto on ollut 50 vuoden ajan Severonikel'-kombinaatin päästöjen vaikutuksen alaisena. Pääasiallisia saastuttajia ovat raskasmetallit (nikkeli, kupari), niiden johdannaiset ja rikkidioksidi. Saasteiden vaikutusta ekosysteemien eri osiin on tutkittu luonnonpuiston, SNTL:n Tiedeakatemia Kuolan tiedekeskuksen luonnonsuojelulaboratorion, SNTL:n Tiedeakatemia kasvitieteen laitoksen, Moskovan Metsäteknologian laitoksen ym. laitosten voimin.

Ekosysteemien tuhoutumisen perusteella on luonnonpuistossa ja sen suoja-alueella erotettu 4 vyöhykettä (Krjučkov, Syroid, 1979; ym.), joita voidaan pitää myös niiden tuhoutumisvaiheina:

- 1           tuhoutumisen alkuvaiheen vyöhyke;
- 2           osittaisen tuhoutumisen vyöhyke;
- 3           voimakkaan tuhoutumisen vyöhyke;
- 4           täydellisen tuhoutumisen vyöhyke.

Tässä järjestyksessä puukerroksen latvuston peittävyys muuttuu 0,2 - 0,3:sta (0,5:stä) alkaen niiden täydelliseen varisemiseen, ruoho- ja varpukasvillisuus vähenee arvosta 60 - 90 % aina 40 %:iin, jäkäläpeite (1 vyöhykkeellä ne on vallittu) pienenee arvosta 5 - 10 % (kuusikot) ja arvosta 60 - 65 % (männiköt) lähes nollaan ja epifyytti- ja rupi-jäkälämuotojen täydelliseen häviämiseen. Sammalpeite pieneni arvosta 80 % (kuusikot) ja 10 - 20 % (männiköt) melkein nollaan. 2. vyöhykkeellä rahkasammalsuot ovat tuhoutumisen alkuvaiheessa, 3. vyöhykkeellä ne ovat muuttuneet saranevoiksi ja varvikkosoiksi, 4. vyöhykkeellä saranevoiksi. Maan paljaus lisääntyy 2. vyöhykkeen arvosta 3 - 5 % (15 %) 4. vyöhykkeen arvoon 45 - 90 %. Vuoris-totundrassa (2. vyöhyke) vallittu jäkäläkasvillisuus muuttuu 20 %:iin ja paljas maa 70 %:iin. 4. vyöhykkeen jälkeen seuraava alue on käytännöllisesti katsoen tuhoutunut. 2. - 4. vyöhykkeillä ei juuri lainkaan tavattu enää viljelejä poroja; 4. vyöhykkeellä todettiin harmaakuvemyyrän (*Clethrionomys rufocanus*) määrän vähentyneen ja hyönteissyöjänisäkkäiden kadonneen täydellisesti; 3. ja 4. vyöhykkeillä todettiin metsämyyrän (*Clethrionomys glareolus*) kadonneen. Kasvi-, lois- ja lahottajahyönteisten määrä on pieni tällaisilla alueilla (Kataev, Makarova, 1984; ym.) Luonnonpuistossa on selvitetty ja kuvattu seuraavanlaisia eri-ikäisten yli-ikäisten kuusikoiden saastumistuhoutumisen vaiheita:

- 1           kuusikon alkavan vaurioitumisen vaihe;
- 2           kuusikon harventumisen vaihe;
- 3           koivu- ja pajuvarpukangasvaihe 1. saasteiden aiheuttama pensastundra.

Kuusikoille on laadittu tuhoutumisennuste (Karpenko, Makarova, 1986; ym.).

Kostamuksen luonnonpuisto (1983, 47 600 ha). Tieteellinen työ on alkuvaiheessa.

Pinegan luonnonpuisto (1975, 41 200 ha). Täällä ovat vallitsevina kuusimetsät. Lehtikuusta (*Larix sukaczewii*) kasvavat sekametsät kattavat levinneisyysalueensa luoteisosassa 62,5 % metsäalasta ja puhtaat (väh. 200 vuotta vanhat) lehtikuusimetsät sijaitsevat karstialueella. Vuosien 1956 - 1979 välisenä aikana lehtikuusivaltaisen puuston pinta-ala on supistunut lähes puoleen ja niiden osuus sekayhdyskunnissa on vähentynyt tasolta 0,8 - 0,9 tasolle 0,4. Lehtikuusi uudistui vain pintakasvillisuuden häiriöpaikoissa, kuten rajoitetuilla kulo-alueilla ja vanhojen

ajoteiden pientareilla. Useimmissa lehtikuusiyhdyskunnissa lehtikuusi korvautuu kuusella ja koivulla. Luonnonpuistossa on mahdollista säilyttää lehtikuusimetsät pääasiassa äärimmäisillä ekotoopeilla, kuten Sotka-joen kuivilla paljailla kipsikerrostumilla ja karstirotkojen jyrkillä rinteillä, missä kuusi ei biologisista ominaisuuksistaan johtuen pysty kilpailemaan lehtikuusen kanssa.

**Kivatsu** (1931, 10 500 ha). Tällä alueella ovat mielenkiintoisia kuusen ja männyn keskinäiset suhteet. Nykytilaa edeltäneitä kasvillisuusmuutoksia on tutkittu. (Viite: Kuznecovin, Filimonovan ja Maksimovin esitelmä).

**Ala-Syvärin** luonnonpuisto (1980, 41 000 ha). Täällä tullaan tutkimaan Laatokan kaakkoisosan rantavallimaiseman biotooppien muodostumisen lainalaisuuksia sekä rannikon kehittymisen historiallisista lainalaisuuksista johtuvia kasvillisuuden monimutkaisia muodostumis- ja muuttumisprosesseja.

**Darwinin** luonnonpuisto (1945, 112 600 ha). Tämä alue on perustettu suuren Rybinskin tekojärven rannoille, joka hukutti alleen Mologa- ja Šeksna-jokien välisen alangon. Sen perustamisen tarkoituksena oli luonnonmaisemien muuttumisprosessien tutkiminen. Pysyvillä koealoilla, tutkimuslinjoilla ja muuallakin luonnonpuiston alueella alettiin tehdä havaintoja v. 1946, jolloin tekojärveä vielä täytettiin. Tekojärvi muutti noin 200 metrin levyisen rantavyöhykkeen pohjavesitasoa. Se vaikuttaa välillisesti vedenjakajina toimiviin keidassoihin.

Luonnonprosessien dynamiikan pitkäaikaisesta seurannasta on tehty yhteenvetoja (SNTL:n luonnonpuistoissa tehdyistä töistä saadut kokemukset ja niiden tehtävät, 1979; ym.). On havaittu merkkejä useimpien metsätyyppien muuttumisesta kosteammiksi. Siten korkeiden dyynien jäkälämänniköt muuttuvat jäkälä-lehtisammalmänniköiksi; kuivilla jokivalleilla kasvavat jäkälä-lehtisammalmänniköt muuttuvat puhtaaksi lehtisammalmänniköksi, jossa kuusi pyrkii korvaamaan männyn. Myöhemmin on havaittu, että tekojärven perustamisen jälkeen tutkittavan alueen metsien luonnollinen, hidas soistumisprosessi nopeutuu pohjavesitulvien seurauksena. Taigavyöhykkeelle tyypillisestä soistumisprosessista poiketen tämä prosessi ohittaa karhunsammalvaiheen ja etenee suoraan rahkasammalvaiheeseen. Niinpä soistuneiden metsien keskellä harjanteiden rinteillä kasvava marja-lehtisammalmännikkö muuttuu tuoreeksi (lehtisammal-rahkasammaltyypin) mustikkamänniköksi, jossa kuusi pyrkii korvaamaan männyn; heikosti vettä läpäisevien tasaisten kasvupaikkojen marja-rahkasammalmänniköllä on taipumus muuttua kosteaksi (rahkasammal- ja) mustikkatyyppin metsäksi. Kaikkein vakaimmaksi on osoittautunut varvikko-rahkasammaltyypin männikkö, joka on tällä alueella laajimmin levinnyt metsätyyppi.



Rannikkokaistaleelle ilmaantui ensimmäisinä vuosina uusia, epätavallisia kasviyhteisöjä: tulvanalaisia, mutta kasvuun jatkavia metsiä, pohjavesitulville alttiita metsäyhdyskuntia, tilapäisesti tulvanalaisia reheviä heinäniittyjä, pinnalle kohonneita uiviksi saariksi muodostuneita turvekumpareita. Myös vesikasvillisuus muuttui suuresti. 10 - 15 vuoden kuluttua, kun matalat vesialueet olivat puhdistuneet tulvaveden peittämästä metsästä, pinnalle kohonneiden turvekumpareiden määrä oli vähentynyt ja aallokko oli voimistunut, matalavetisen alueen pinta-ala supistui voimakkaasti. Kostean paikan kasvit ovat luovuttaneet paikkansa vesikasveille jaksoittaisen pitkällisen tulvimiskauden ja matalavetisten alueiden täydellisen kuivumisen seurauksena. Sitä seuraava kasvillisuusmuutosten kuva ja sen vyöhykkeisyyden luonne osoittautui varsin kirjavaksi ja monipuoliseksi. Tämän määräävinä tekijöinä ovat kuivatuksen ja tulvanalaisuuden aste ja kesto aika sekä niiden vuosien vuorottelu tai toistuvuus, jolloin tekojärven pinta pyrkii olemaan tietyllä tasolla, sekä myös pohjan liettymisprosessit. Nykyisin luonnonpuiston tilapäisesti tulvanalaisen kaistaleen pinta-ala on noin 200 km<sup>2</sup> ja leveys muutamasta metristä 5 - 6 kilometriin.

10 - 15 vuoden kuluttua tekojärven altaan täyttymisestä vesilintujen lukumäärä alkoi vähentyä tällä alueella, koska ruoan saatavuus ja näiden paikkojen suojaisuus olivat huonontuneet. Vastaisuudessa niiden lukumäärä määräytyi tekojärven vesitilanteesta riippuvien elinolojen mukaan. Eläinkannassa tapahtui myös muita muutoksia, mm. tekojärven 20-vuotisen olemassaolon aikana jyrsijäpikkunisäkkäiden lajistosuhteet ovat muuttuneet.

Keskimetsävyöhykkeen biosfäärialue (1931, 211 100 ha) on samanaikaisesti SNTL:n Tiedeakatemian Kasvitieteen laitoksen (Leningrad) kenttäasema. Tutkimuksissa kiinnitetään suurta huomiota lajien sisäisten vuorovaikutusten ekologiseen arviointiin eteläisen taigan alkuperäisten (subkliimaksisten) kuusiyhdyskuntien rakennetta pääasiallisesti säännöstelevinä ja stabiloivina tekijöinä. On selvitetty ekosysteemien maanalaisissa osissa puuston kehityksessä, mm. sään aiheuttamissa stressitilanteissa, tapahtuvan lajin sisäisen kilpailun erityinen merkitys ja kaatuneiden puiden merkitys kuusimetsien mikrosukkeksoille. Alueen olosuhteissa näiden yhdyskuntien täysin eri-ikäisen kuusi-populaation kliimaksitilan saavuttamisen todennäköisyys on äärimmäisen pieni (Kuusimetsien ekosysteemien säätelytekijät, 1983; ym.). Kahden turvesuon itiö-siitepölydiagrammien analyysin pohjalta on tarkasteltu alueen metsien jääkauden jälkeistä historiaa (P'javitšenko, 1955).

Näin ollen mainittujen luonnonpuistojen eläin- ja kasvikunnan luonnollinen dynamiikka useissa tapauksissa vääristyy antropogeenisten vaikutusten vuoksi, jotka voivat johtaa tuhoisiin muutoksiin. Tällaisten tilanteiden selvittämiskeinona on viereisillä alueilla harjoitettavan taloudellisen toiminnan ekologisointi.

## K I R J A L L I S U U S

- Aleksandrova V.D. 1964. Polevaja geobotanika. (Kenttägeobotaniikka). T.3. Moskova-Leningrad: Nauka. S. 300-447.
- Breslina I.P. 1965. Sukcessionnye smeny na ostrovah arhipelaga Kandalakšskoj šhery / Beloe more. Doklady TSHA. Vyp. 113. (Suknessiомуutokset Kantalahden saaristossa / Vienan meri. Timirjazevin maatalousakatemia esitelmää, 113). Moskova. S. 223-227.
- Breslina I.P. 1987. Rasteniya i vodoplavajuşčie pticy morskikh ostrovov Kol'skoj Subarktiki. (Kuolan subarktisen merialueen saarten kasvit ja vesilinnut). Leningrad: Nauka. 200 s.
- Faktory reguljacji ékosistem elovyh lesov. (Kuusimetsien ekosysteemien sääätelytekijät). 1983. Leningrad. Nauka. S. 318.
- Filonov K.P., Nuhimovskaja J.D. 1985. Letopis' prirody v zapovednikah SSSR: Metodičeskoe posobie. (SNTL:n luonnonpuistojen luontokronikka: Metodiikan opintokirja). Moskova: Nauka. S. 143.
- Isakov J.A. 1983. Dinamika prirodnyh ékosistem i izučenie ee v zapovednikah po programme "Letopisi prirody". Ohranjaemye prirodnye territorii Sovetskogo Sojuza, ih zadači i nekotorye itogi issledovanij: I meždunarodnyj kongress po biosfernym zapovednikam. (Luonnon ekosysteemien dynamiikka ja sen tutkiminen luonnonpuistoissa Luontokronikkaohjelman puitteissa. Neuvostoliiton luonnonsuojelualueet, niiden tehtävät ja eräitä tutkimustuloksia: I kansainvälinen biosfäärialueita käsitellyt kongressi). Minsk., Moskova. S. 140-149.
- Karpenko A.D., Makarova T.D. 1986. Vlijanie promyšlennogo zagrjaznenija na elovye fitocenozy Kol'skogo poluostrova. Biologičeskie problemy Severa: II simpozium. Vyp. 3. (Teollisuussasteiden vaikutus Kuolan niemimaan kuusikasvustoihin. Pohjolan biologisia ongelmia: II symposio, 3). Jakutsk. S. 138-139.
- Kataev G.D., Makarova O.A. 1984. Izmenenija fauny nazemnyh pozvonočnyh Laplandskogo zapovednika za poluvekovej period. Monitoring prirodnoj sredy Kol'skogo Severa. (Lapin luonnonpuiston maan pinnalla elävistä selkärangkaisista muodostuvassa eläimistössä 50 vuoden aikana tapahtuneet muutokset. Pohjois-Kuolan luonnonympäristön seuranta). Apatiitti. S. 75-92.
- Krjučkov V.V., Syroid N.A. 1979. Izmenenie ékosistem Kol'skogo Severa pod vlijaniem antropogennoj dejatel'nosti. Biologičeskie problemy Severa: VIII simpozium. C. 1. (Pohjois-Kuolan ekosysteemien muuttuminen antropogeenisen toiminnan seurauksena. Pohjolan biologisia ongelmia: VIII symposio. I osa). Apatiitti. S. 39-42.

- Metodičeskie rekomendacii po razmeščeniju, territorial'noj organizacii i oformleniju dokumentacii stacionarov v gosudarstvennyh zapovednikah. (Metodisuositukset valtion luonnonpuistojen kiinteiden koealojen sijoittamisesta, alueellisesta organisoinnista ja aineiston laatimisesta). 1987. Moskova. S. 30.
- Opyt raboty i zadači zapovednikov SSSR. (SNTL:n luonnonpuistoissa tehdyistä töistä saadut kokemukset ja niiden tehtävät). 1979. Moskova. Nauka. S. 199.
- Pučnina L.V. 1986. K harakteristike listvenničnyh lesov Pinežskogo zapovednika. Ėkosistemy ekstremal'nyh uslovij sredy v zapovednikah RSFSR; Sb. naučn. tr. CNIL Glavohoty RSFSR. (Pinegan lehtikuusimetsien luonnehdinta. VSFNT:n luonnonpuiston äärimmäisten ympäristöolosuhteiden ekosysteemit: VSFNT:n Metsästyshallinnon tieteellisen keskuslaboratorion tutkimustyökoelma). Moskova. S. 138-148.
- Puškina N.M. 1960. Estestvennoe vozobnovlenie rastitel'nosti na lesnyh garjah. Tr. Laplandskogo gos. zapovednika. Vyp. 3. (Kuloalueiden kasvillisuuden luonnollinen uudistuminen. Lapin valtiollisen luonnonpuiston tutkimustyöt, 4). Moskova. S. 5-126.
- P'javčenko N.I. 1955. Istorija lesov Central'no-Lesnogo zapovednika v poslelednikovoe vremja. Trudy Komissii (AN SSSR) po izučeniju četvertičnogo perioda. № 12. (Keskimetsävyöhykkeen luonnonpuiston metsien jääkauden jälkeinen historia. (SNTL:n Tiedeakatemian) kvartäärikauden tutkimuskomission tutkimustyöt. N:o 12. S. 70-90.
- Rysin L.P., Komissarova E.S., Maslov A.A., Peterson J.V., Savel'eva L.I. 1988. Metodičeskie predloženiya po sozdaniju sistemy postojannyh probnyh ploščadej na osobo ohranjaemyh lesnyh territorijah. (Metodiset ehdotukset pysyvän koealajärjestelmän luomisesta erityisesti suojeltavilla metsäalueilla). Moskova. Nauka. S. 27.
- Vinogradov B.V. 1983. Aërokosmičeskie issledovaniya ohranjaemyh prirodnyh territorij v SSSR. Ohranjaemye prirodnye territorii Sovetskogo Sojuza, ih zadači i nekotorye itogi issledovaniy. (SNTL:n luonnonsuojelualueiden ilma- ja satelliittikartoitukset. Neuvostoliiton luonnonsuojelualueet, niiden tehtävät ja eräitä tutkimustuloksia). Moskova. S. 116-130.
- Vinogradov B.V. 1983. Metody distancionnogo ékologičeskogo monitoringa biosfernnyh zapovednikov. Ėkologičeskij monitoring Prioksko-Terrasnogo biosfernogo zapovednika. (Biosfäärialueiden ekologiset kaukoseuranta-menetelmät. Okan pengeralueen biosfäärialueen ekologinen seuranta). Puščino. S. 206-207.

### 3 NÄKÖKOHTIA LUONNONMETSIEN JA TALOUSKÄYTÖSSÄ OLEVIENT METSIEN LUOKITTELUUN

Tapio Lindholm

#### Historiallista taustaa

Suomen kansantalous on perinteisesti voimakkaasti perustunut metsän hyödyntämiseen luonnonvarana. Metsän käyttö on ollut eri aikoina erilaista. Vanhoja metsän puustoon kohdistuneita käyttötapoja ovat olleet mm. kaskeaminen, tervanpoltto ja metsälaidunnus. Nämä talousmuodot ovat olleet ekstensiivisiä, ja ne ovat ulottuneet suurimpaan osaan metsäpinta-alasta, pohjoisinta Lappia lukuunottamatta. Metsien hyödyntäminen yhdistettynä aikoinaan yleisinä esiintyneisiin metsäpaloihin on merkinnyt sitä, että aarniometsät eivät ole olleet ennenkään metsien vallitseva olotila.

Kaskeaminen oli laajamittaisinta 1800-luvun puoliväliin asti (Heikinheimo 1915). Kaskitalous keskittyi reheville metsätyypeille. Karuimmille mäntykankaille keskittynyt tervanpoltto saavutti huippunsa 1860-luvulla. Viimevaiheessaan tervatalous keskittyi Kainuuseen (Alho 1968). Kaskikulttuurin seurauksena metsiä käytettiin runsaasti myös laidunalueina. Metsälaidunnus oli runsasta vielä ennen sotia, vaikka kaskikausi muutoin oli jo jäänyt taakse. Metsälaidunnuksen vaikutuksia metsiin myös tutkittiin silloin (Lampimäki 1939).

Metsien käyttö muuttui 1800-luvun lopulla kun siihen astisten metsien käyttömuotojen rinnalle ja aikaa myöten ohinousi sahametsätalous. Metsien hakkuut olivat alkuvaiheessaan etupäässä määrämittaharsintoja, ja niillä oli pitkäaikaiset vaikutukset metsien rakenteeseen (Leikola 1987). Vasta myöhemmin selluteollisuuden kehittyessä tuli pieniläpimittaisellekin puutavaramenekkiä.

Metsähallitus perustettiin Suomeen vuonna 1859. Tämä oli merkki uudenlaisen metsiin kohdistuvan suhtautumisen alkamisesta. Tämän jälkeen kaikilla metsillä on ollut haltija ja jonkinlainen arvo. Suomen metsien määrätietoinen hyväksikäyttö tehostui itsenäistymisen jälkeen ja vuoden 1928 metsälait toimivat yksityismetsien tehostuvan hoidon pohjana. Luontainen uudistaminen oli pääsääntöisesti tapa siirtä uuteen puusukupolveen.

Vuonna 1948 annettu radikaali harsintajulkilausuma (Leikola 1987) on seurauksineen muuttanut metsien hoitoa ja käsittelyä. Sen seurauksena on siirrytty viljelymetsätalouteen, jossa metsien uudistaminen tapahtuu pääsääntöisesti kylvämällä tai istuttamalla ja jonka seurauksena syntynyttä puusukupolvea hoidetaan aktiivisesti. Tällainen voimaperäinen metsän hoito kaikkineen muistuttaa on enemmän peltoviljelyä kuin metsän alkuperäistä olotilaa.

Nykyinen metsän tehokas hyväksikäyttö yhdistettynä metsien hyödyntämisen pitkään perinteeseen tekee jäljellä olevien luonnonmetsien suojelusta tärkeän, mutta myös visaisen tehtävän. Eikä suojelu tehtävänä ole edes kovin lohdullinen siksi vähiin ovat luonnonmetsämme huvenneet. Luonnonmetsien suojelulle on kuitenkin monia, ja vallitsevasta tilanteesta johtuvia kiireellisiä syitä.

Ruotsissa vanhojen luonnonmetsien, aarniometsien, suojelua on perusteltu seuraavin, Suomessakin pätevin, argumentein (Bråkenhielm 1982).

- Metsäekosysteemin suojeluna sellaisenaan.
- Vertialueina hoidetuille metsille tutkimuksen ja ympäristön seurannan tarpeisiin.
- Uhanalaisten eläinten ja kasvien turvapaikkoina.
- Metsäekosysteemien opetuskohteina erilaisiin tarkoituksiin.
- Elämyksinä ihmisille.
- Geenipankkeina.

Suomessa keskustelulle vanhojen luonnonmetsien suojelemiseksi on ollut pohjana etupäässä Uhanalaisten kasvien ja eläinten suojelutoimikunnan mietintö (Rassi ym. 1985). Niinpä ao. komitea ehdotti mm., että

Lapin läänin eteläpuolella olevista valtion maiden aarnialueista ja luonnonhoitometsien aarniosista muodostetaan luonnonsuojelulain mukaisia suojelualueita;

ja että

muista Etelä-Suomessa sijaitsevista ikimetsistä (eli vanhoista luonnonmetsistä) ja niiden säilyttämismahdollisuuksista laaditaan kiireellinen selvitys.

Kuitenkin itse kohde, vanha luonnonmetsä, on ollut puutteellisesti ja epämääräisesti määritetty. Siitä on käytetty myös erilaisia nimiä, jotka ovat osin antaneet aiheutta jopa väärinkäsityksille. On puhuttu ikimetsistä, aarnimetsistä, aarniometsistä, salometsistä ja jopa käsittelemättömistä metsistä.

Mitä vanha luonnonmetsä sitten itse asiassa on, ainakin seuraavat näkökohdat olisi sen olemuksesta otettava luonnonmetsien suojelussa huomioon.

## Luonnonmetsien kehitys

Luonnonmetsä olkoon nimitys sellaiselle metsäekosysteemille, joka on kehittynyt omien sisäisten lakiansa mukaan ja johon mikään ihmistoiminta ei ole vaikuttanut. Absoluuttisesti tarkasteltuna luonnonmetsiä ei enää olekaan, sillä ihmistoiminta vaikuttaa nykyään kaikkeen. Suhteellisesti tarkasteltuna luonnonmetsiä kuitenkin on olemassa. Tällöin on päähuomio kiinnitettävä metsään itseensä eli sen metsäksi tekevään kasvillisuuteen ja erityisesti puustoon.

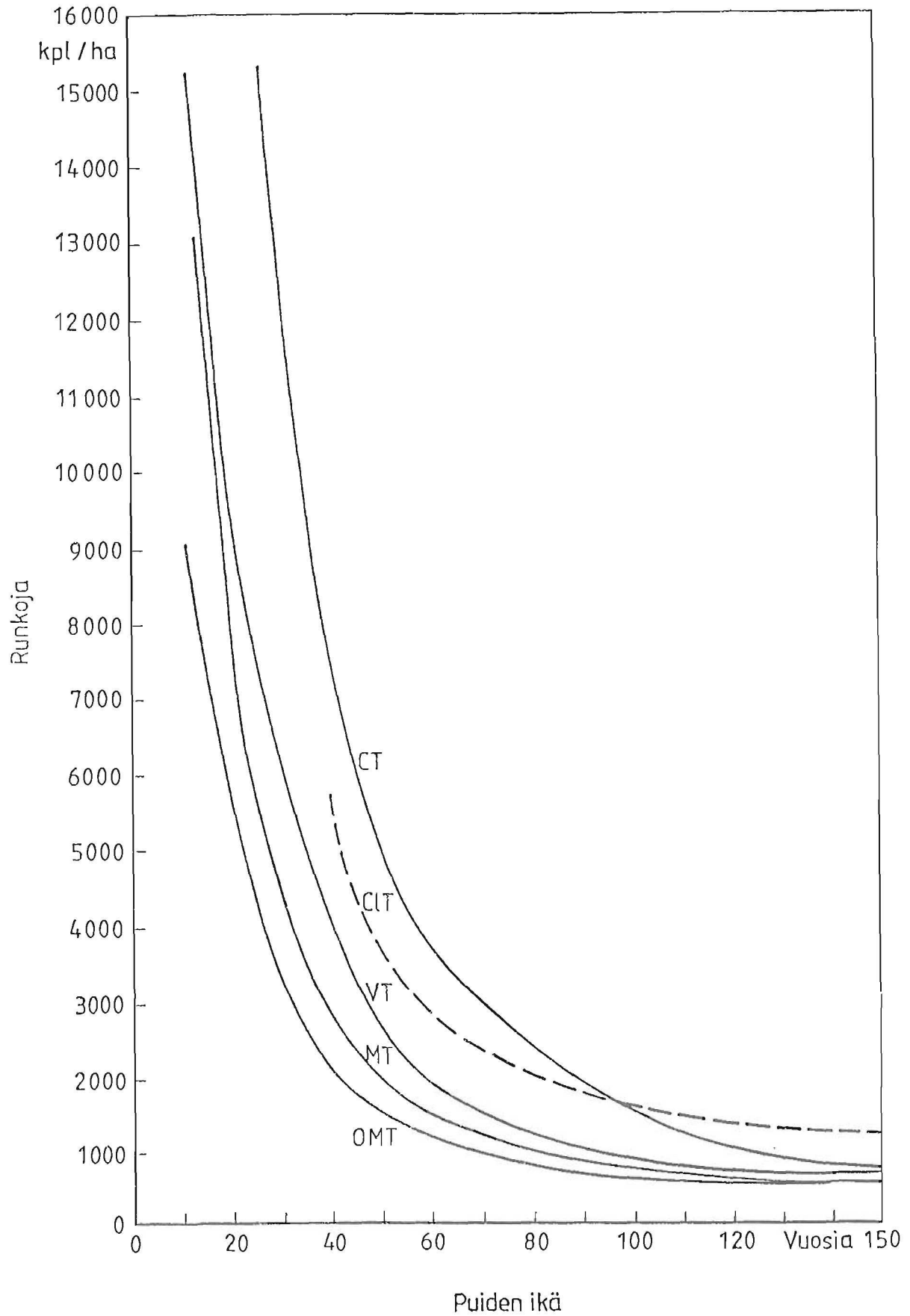
Metsä on elävä, puiden luoma ekosysteemi. Puut ovat eläviä organismeja, jotka syntyvät, kasvavat, vanhenevat ja lopulta kuolevat. Puut muodostavat metsän, missä puuston luontainen kehitys on luonnonmetsän keskeinen ominaisuus.

Eräiltä osin meillä on hyvin tiedossa luonnonmetsiemme kehitys, sillä suomalaisen metsätieteen alkutaipaleella tutkittiin paljon luonnonmetsien, eli luonnon normaalien metsien, kehitystä (esim. Cajanus 1914, Ilvessalo 1920, 1937, Lönnrot 1925, Lappi-Seppälä 1930) kasvu- ja tuotto- taulujen laadintaa varten (Ilvessalo 1920 b). Ennen ensimmäistä maailmansotaa saatettiin vielä löytää Etelä-Suomestakin ikäsarja luontaisesti varttuneista metsistä. Näiden tutkimusten perusteella tiedämme mikä on avoimelle paikalle luonnonsiemennyksestä alkunsa saaneen pääpuuston eli puuston vallitsevan latvuskorroksen kehitys erilaisissa metsissä tämän puuston elinkaaren aikana. Kokonaisuudessaan nämä tutkimukset eivät siis luonnonmetsän kehitystä kuvaa.

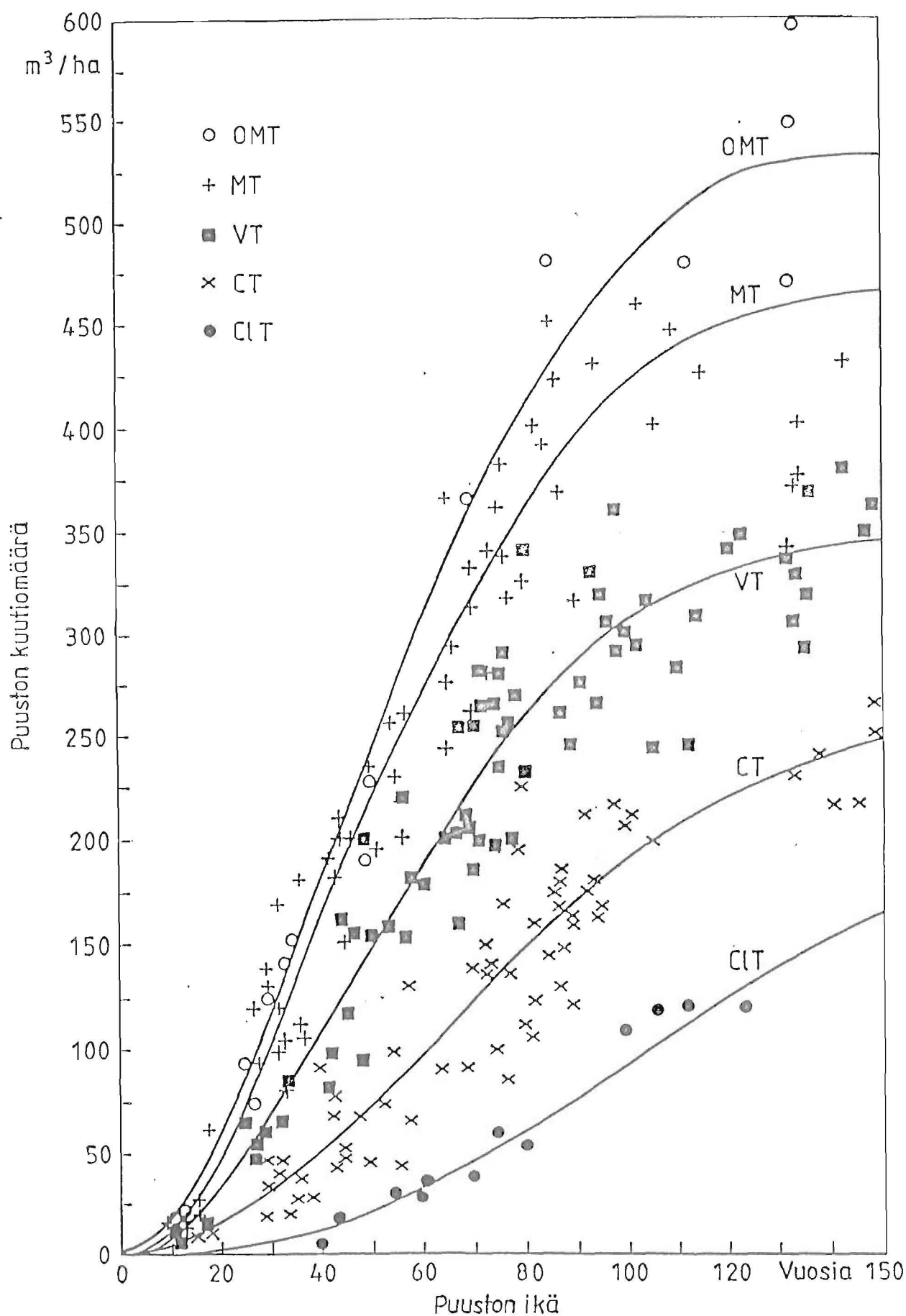
Metsän pääpuuston kehitys perustuu puiden kasvuun ja sitä myöten tarvitsemaansa suurempaan tilaan. Tästä taas seuraa Ilvessalon (1920) mukaan, että "puuyksilöiden välisessä taistelussa häviää taimiston useinkin muutaman kymmeneen tuhanteen nousevasta yksilömäärästä suurin osa, jopa yli 90 %, ennen kuin se ehtii kehittyä yli 100-vuotiaaksi metsäksi" (kuva 1) ja, että "missä olemassaolon taistelu saa jatkua, siellä metsätkin ovat hyvin säännöllisiä" (kuva 2). Mutta Ilvessalo muistuttaa myös, että "missä kasvien välinen taistelu tulee aika-ajoin keskeytetyksi kulojen, kaskenpolton, hakkuiden ym. johdosta, metsän puusto ei saavuta aarniometsän luonnollista säännöllisyyttä. Keskeytysten antropogeenisyyttä ja luonnollisuutta ei ole näissä tutkimuksissa eritelty.

Keskeinen suure nuoren luonnonmetsän kehityksessä on puiden kilpailusta johtuva itseharveneminen (myös Aaltonen 1925). Itseharveneminen ilmiönä on sittemmin muodostunut keskeiseksi populaatiobologiseksi tutkimuskohteeksi (esim. Westoby 1984). Sen toteutuminen metsäpuiden populaatiossa on keskeinen suure arvioitaessa eri ikäisten metsien luonnon- tilaisuutta (Lindholm & Tuominen 1989). Ovathan erilaiset ala- tai yläharvennukseen perustuvat kasvatusfilosofiat ihmistoimintaa, jolla itseharveneminen pyritään korvaamaan. Itseharveneminen tuottaa metsään tavattomasti kuollutta puuta ja se myös valikoi puulajisuhteita lajien biologisten edellytysten pohjalta, toisin kuin hakkuut yleensä.





Kuva 1. Eteläsuomalaisten männiköiden pääpuuston itseharveneminen iän funktiona (Ilvessalon 1920 mukaan).



Kuva 2. Eteläsuomalaisten männiköiden puuston kuutiomäärän "säännöllinen" kehitys eri metsätyypeillä iän funktiona (Ilvessalon 1920 mukaan).

## Metsän uudistuminen

Tuli on luonnonmetsän luonnollinen uudistaja. Ennen metsäpalot olivat Suomessa (Saari 1923) ja Skandinaviassakin yleisiä (Högbom 1934). Metsäpalojen yleisyys, laajuus ja toteutumistiheys merkitsivät, että aarniometsiä ei ollut kaikkialla. Eri paikkojen palamistodennäköisyys on ilmeisesti ollut erilainen, joten pitkään palamattomina metsiä sentään on ollut. Etelä-Suomessa harjoitettu kaskiviljely on tosin sekin vaikuttanut metsien aarniometsien vähäisyyteen (Linkola 1988) ja ihminen on muutenkin lisännyt aikoihin tulen valtaa metsissämme (Berg 1859, myös 1988).

Olennaista metsäpaloissa on ollut se, että niiden jäljiltä on ollut runsaasti kuollutta osin palanutta järeää lahopuuta. Metsäpalot eivät myöskään aina ole polttaneet kaikkea elävää puustoa, etenkin kosteisiin painanteisiin sitä on jäänyt (Pöntinen 1929). Joten siinä missä itseharveneminen tuottaa metsikön kehityksen varhaisvaiheissa metsään runsaasti riukumaista lahopuuta, on siellä tavallisesti metsäpalon jäljiltä samanaikaisesti runsaasti järeitä keloja ja liekoja. Lahopuustolla on suuri merkitys metsän sienijä- ja hyönteislajistolle (Rassi & Väisänen 1987).

Mutta siellä missä tuli, eikä mikään muukaan tekijä, ole keskeyttänyt puuston kehitystä, jatkuu puuston ensimmäisen vaiheen eli primaarivaiheen kehitys. Puuston vanhetessa puiden ikääntyminen ja sitä myötä lisääntyneiden vikanaisuuksien (Tikka 1935) lisääntyminen vaikuttaa itseharvenemista enemmän metsään. Sukkession alkuvaiheen puulajit, etupäässä lehtipuut, lahoavat ja kuolevat muodostaen metsään liekoja. Kun primaarivaiheen loputkin puulajit, tavallisesti kuusi, vanhenevat ja kaatuvat lieoiksi, alkaa ainakin joissakin olosuhteissa, kuten Pohjois-Fennoskandiassa ns. paksusammaltyyppin kuusikoissa siirtyminen primaarivaiheesta sekundaarivaiheeksi (Sirén 1955).

Sirénin mukaan "primaarimetsiköiden puusto saavuttaa klimaks-vaiheensa huipun noin 220-240 vuoden kuluttua taimiaineksen syntymästä. Saavutettu tasapainotila ei kuitenkaan ole pysyvä, vaan puuston rakenteessa tapahtuu jatkuvasti muutoksia, jotka ennen pitkää johtavat nopeaan raunioitumiseen. Primaarimetsiköiden klimaks-vaihe on siis labiili tasapainotila, jota seuraa, välillä tapahtuneen joukko-kuoleman jälkeen, uusi sukkessio sekundaarisen puusukupolven muodossa." Tämä paksusammalkuusikon sekundaarimetsikkö on Sirénin mukaan puustoltaan heikompituottoinen kuin primaarimetsikkö. - On korostettava, että Sirénin tulokset tietyistä pohjoisboreaalisista metsistä eivät välttämättä ole sovellettavissa eteläboreaalisiin metsiin, mistä vastaavanlaiset tutkimukset, ainakin Suomesta, puuttuvat.

Metsän kehitys voi keskeytyä myös metsäpalojen puuttuessa. Myrskytuhot ja tuulenkaadot - ja niitä seuraavat hyönteistuhot - voivat saada aikaan primaarimetsikön syntymisen. Juurikuoppien ja maatuviin liekojen merkitys muodostuu tällöin merkittäväksi puuston taimettumisympäristöksi, ja

uuden metsän syntymäpaikaksi (Sernander 1936, Arnborg 1943). Aukkojen koosta riippuen "metsikkökuvioiden" koko voi siis vaihdella muutamasta neliöstä neliökilometreihin. Täten metsän ekologisista olosuhteista riippuen metsä kykenee uudistumaan rappeutumatta pienimittakaavaisten häiriöpaikkojen kautta (esim. Sernander 1936 ja Runkle 1982). Eri kokoisten kuvioiden muodostamien mosaiikkien ja kasvupaikkojenkin luoman rikkonaisuuden pohjalta luonnonmetsä laajemmassa mittakaavassa on ilmeisesti sangen vaihteleva.

Edellä esitetyn pohjalta toteaisin, että suomalaisessa metsäntutkimuksessa on tutkittu ihannemetsää, niin luonnon normaalien metsien tutkimuksen kuin sekundaarimetsien tutkimuksen yhteydessä. Eli tutkimukset ovat käsittäneet metsiä, mistä metsän häiriötilanteet on eliminoitu pois. Luonnonmetsän ekologiassa näillä unohdetuilla keskeytyksillä ja häiriöillä voikin yllättäen olla suuri merkitys. - Lähestymistapa on ymmärrettävä, sillä luonnonmetsäekologinen tieto on tutkimuksissa ollut sivuasias, pääasia on ollut metsätalouden tarpeet. Luonnonsuojelubiologisessa tutkimuksessa tavoitteet ovat toiset ja pitkälti yhteneväiset metsäekologisen perustutkimuksen kanssa.

#### Luonnonmetsä contra muut metsät

Luonnon oma vaihtelu metsässä on suuri. Lisäksi ihmisen eri toimet muovaavat metsää monin eri tavoin. Jos edellä esitettyä luonnonmetsän puuston luonnontilaisuuteen perustuvaa ajattelua pidetään lähtökohtana, eri luonnontilaisuusasteita edustavia metsiä voitaneen luokitella oheisen jaottelun pohjalta. - Kyse on alustavasta hahmotelmasta ja siitä puuttuu luokkien tarkempi määrittely.

#### A LUONNONMETSÄT

##### 1. Varsinaiset luonnonmetsät:

Metsä, jonka rakenteeseen eivät ole vaikuttaneet muut kuin luonnosta itsestään johtuvat tekijät.

Se voi olla NUORI LUONNONMETSÄ, jolloin siinä on voimakas puiden keskenäinen kilpailu, mutta siinä voi olla mukana, tai lähellä on, edellisen puusukupolven puita.

Tai se voi olla VANHA LUONNONMETSÄ, jolloin on siinä täyteen kokoonsa kehittynyt puusto ja paljon niiden ikätovereista syntynyttä lahoppuustoa. Suurista puistaan johtuen tätä metsää voidaan kutsua myös AARNIOMETSÄKSI.

Tämä voi kehittyä IKIVANHAKSI LUONNONMETSÄKSI, jos puusto saa kehittyä vuosisatoja ja primaarimetsä vaihettuu sekundaarimetsäksi. Tai puusto uudistuu yksittäisten tuulenkaatojen yms. tekemään tilaan.

## 2. Luonnonmukainen metsä

Metsä, jonka rakenne on pääosin luonnontilainen, mutta metsä on syntynyt avoimeen paikkaan hakamaalle tai hakkuun yms. jälkeen tai puustoon on kohdistunut edellisen puusukupolven puihin kohdistuneita hakkuita esim. jättöpuuhakkuita. Itseharvenemiseen perustuva metsän kehitys on ollut puuston muovautumista pääosin muovaava tekijä. Tietyin varauksin näitä metsiä voitaneen kutsua luonnonmetsiksi. Ja nämäkin voivat kehittyä aarniometsiksi.

## B EPÄLUONNONTILAISET METSÄT

### 3. Hoitometsäheitot

Metsä, jota kasvatettu pitkään normaalina hoitometsänä, mutta joka on sitten jäänyt metsätaloustoiminnan ulkopuolelle esim. jouduttuaan osaksi luonnonsuojelualuetta.

Lahopuun esiintymisessä metsässä on katko ja itseharveneminen on ollut pitkään keskeytynyt. Erinäisten puustoon kohdistuneiden katastrofien seurauksena syntynyt uusi puusto on vähintään luonnonmukaista metsää.

### 4. Hoitometsät

Nämä metsät voidaan ryhmitellä kahteen luokkaan:

#### 4.1 Luontaiset hoitometsät

Metsiä, jotka ovat kyllä syntyneet luontaisesti, mutta ovat sitten olleet normaalin metsänhoidon kohteena.

#### 4.2 Viljellyt hoitometsät

Metsiä, jotka ovat viljelysyntyisiä ja hoidettuja.

### 5. Puistometsät

Metsiä, joita on kasvatettu puupylväikköinä maisemallisten yms. seikkojen takia.

### 6. Puistot

Viherrakentamiskohteita, joissa puut istutettu ja ovat usein luontaiseen lajistoon kuulumattomia. Näihin voitaneen lukea myös useimmat arboretumit.

## K I R J A L L I S U U S

- Aaltonen, V.T. 1925: Metsikön itseharventumisesta ja puiden kasvutilasta luonnonmetsissä (Referat: Über die Selbstabscheidung und den Wuchsraum der Bäume in Naturbeständen). - Commun. ex. Inst. Quaest. Forest. Finlandia 9(5): 1-20.
- Alho, P. 1968: Pohjois-Pohjanmaan metsien käytön kehitys ja sen vaikutus metsien tilaan. (Summary: Utilization of forests in North Ostrobothnia and its effects on their condition). - Acta Forestalia Fennica 89: 1-216.
- Arnborg, T. 1943: Granberget: En växtbiologisk undersökning av ett sydlappländskt granskogsområde med särskild hänsyn till skogstyper och foryngning. (Zusammensetzung: Granberget: Ein pflanzenbiologische Untersuchung eines südlappländischen Fichtenwaldgebietes unter besonderer Berücksichtigung von Waldtypen und Verjüngung). - Norrländskt handbibliotek. 14: 1-282, 1-16.
- Berg, E. v. 1859: Kertomus Suomenmaan metsistä. - 63 pp. Helsinki (also University of Helsinki. Department of silviculture. Research notes 63, 1988).
- Bråkenhielm S. (toim.) 1982: Urskogar. Inventering av urskogsartade områden i Sverige. Del. 1. Allmän del. (Summary: Virgin forests - inventory of old natural forests in Sweden). - Naturvårdsverket, Rapport 1507: 1-108, 1 kartta.
- Cajanus, W. 1913: Über die Entwicklung geichaltriger Waldsbestände. Eine statistische Studie. 1. - Acta Forestalia Fennica 3: 1-142, 1-10, 1-8.
- Heikinheimo, O. 1915: Kaskiviljelyn vaikutus Suomen metsiin. (Referat: Der Einfluss der Brandwirtschaft auf die Wälder Finnlands). - Acta Forestalia Fennica 4(2): 1-264, 1-149, 1-59.
- Högbom, A.G. 1934: Om skogseldar förr och nu och deras roll i skogarnas utvecklingshistoria. - Norrländskt handbibliotek 13: 1-101.
- Ilvessalo, Y. 1920: Kasvu- ja tuottotaulut Suomen eteläpuoliskon mänty-, kuusi- ja koivumetsille. (Referat: Ertragstafeln für die Kiefern-, Fichten- und Birkenbestände in der Südhälfte von Finnland). - Acta Forestalia Fennica 15(4): 1-91, 1-9.
- Ilvessalo, Y. 1920: Tutkimuksia metsätyyppien taksatoorisesta merkityksestä nojautuen etupäässä kotimaiseen kasvutaulujen laatimistyöhön. (Referat: Untersuchungen über die taxatorische Bedeutung der Waldtypen hauptsächlich auf den Arbeiten für die Aufstellung der neuen Ertragstafeln Finnlands fussend). - Acta Forestalia Fennica 15(3): 1-157, 1-51, 1-33, 1-25.

- Ilvessalo, Y. 1937: Perä-Pohjolan luonnon normaalien metsiköiden kasvu ja kehitys. (Summary: Growth of natural normal stands in central North-Suomi (Finland). - Commun. Instit. Forest. Fenniae 24: 1-168.
- Lampimäki, T. 1939: Nautakarjan laiduntamisesta metsämailla. (Referat: Über die Waldweidegang des Rindviehs). - Silva Fennica 50: 1-106.
- Lappi-Seppälä, M. 1930: Untersuchungen über die Entwicklung gleichaltriger Mischbestände aus Kiefer und Birke. - Commun. Instit. Forest. Fenniae 15(2): 1-241.
- Leikola, M. 1987: Metsien luontainen uudistaminen Suomessa I. Harsintahakkuiden ajasta harsintajulkilausumaan (1830-1948). - University of Helsinki. Department of silviculture. Research notes. 57: 1:203.
- Leikola, M. 1987: Metsien hoidon aatehistoriaa. (Summary: Leading ideas in Finnish silviculture). - Silva Fennica 21: 332-341.
- Lindholm, T. & Tuominen, S. 1989: Metsän luonnontilaisuuden arviointi puuston rakenteen ja siihen vaikuttavien tekijöiden avulla (Sammandrag). - Metsähallitus SU: in press.: 1-51.
- Linkola, M. 1987: Metsä kulttuurimaiseman. (Summary: The forest as a cultural landscape). - Silva Fennica 21: 362-373.
- Linkola, M. 1988: Skogen som finländskt kulturlandskap. (Resume: The forest as cultural landscape). - Nord Nytt 33-34: 71-80.
- Lönnroth, E. 1925: Untersuchungen über die innere Struktur und Entwicklung gleichaltriger naturnormaler Kiefernbestände, basiert auf Material aus der Südhälfte Finnlands. - Acta Forestalia Fennica 30(1): 1-269, 60 figures.
- Pöntinen, V. 1929: Tutkimuksia kuusen esiintymisestä alikasvoksina Raja-Karjalan valtionmailla. (Referat: Untersuchungen über das Vorkommen der Fichte (*Picea excelsa*) als Unterwuchs in den finnischen Staatwäldern von Grenz-Karelien). - Commun. Instit. Forest. Fenniae 36(1): 1-235.
- Rassi, P., Alanen, A., Kemppainen, E. Vickholm, M. & Väisänen, R. (toim.) 1986: Uhanalaisten eläinten ja kasvien suojelutoimikunnan mietintö. III. Suomen uhanalaiset kasvit. - Komiteamietintö 1985(43)III: 1-431.
- Rassi, P. & Väisänen, R. (toim.) 1987: Threatened animals and plants in Finland. - Komiteamietintö 1985(43): 1-82.
- Runkle, J.R. 1982: Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North-America. - Ecology 63: 1533-1546.



- Saari, E. 1923: Kuloista etupäässä Suomen valtionmetsiä silmällä pitäen. Tilastollinen tutkimus (Summary: Forest fires in Finland with special reference to state forest. Statistical investigation). - Acta Forestalia Fennica 26: 1-155.
- Sernander, R. 1932: Granskär och Fiby urskog. En studie över stormluckornas och marbuskarnas betydelse i den svenska gransko- gens regeneration. (Summary: The primitive forests of Granskär and Fiby. A study of the part played by storm-gaps and dwarf trees in the regeneration of the Swedish spruce forest). - Acta Phytogeogr. Suecica 8: 1-238.
- Sirén, G. 1955: The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology. - Acta Forestalia Fennica 62(4): 1-408.
- Tikka, P.S. 1935: Puiden vikanaisuuksista Pohjois-Suomen metsissä. Tilastollinen metsäpatologinen tutkimus. (Referat: Über die Schadhäftigkeiten der Bäume in den Wäldern Nord-Suomis (-Finnlands). Eine statistisch-fortspatologische Untersuchung). - Acta Forestalia Fennica 41(1): 1-8, 1-371.
- Westoby, M. 1984: The self-thinning rule. - Advances in Ecological Research 14: 167-225.

#### 4 METSIEN JA SOIDEN KEHITYSHISTORIA KIVATSUN LUONNONPUISTOSSA JÄÄKAUDEN JÄLKEEN

O.L. Kuznetsov, L.V. Filimonova, A.I. Maksimov

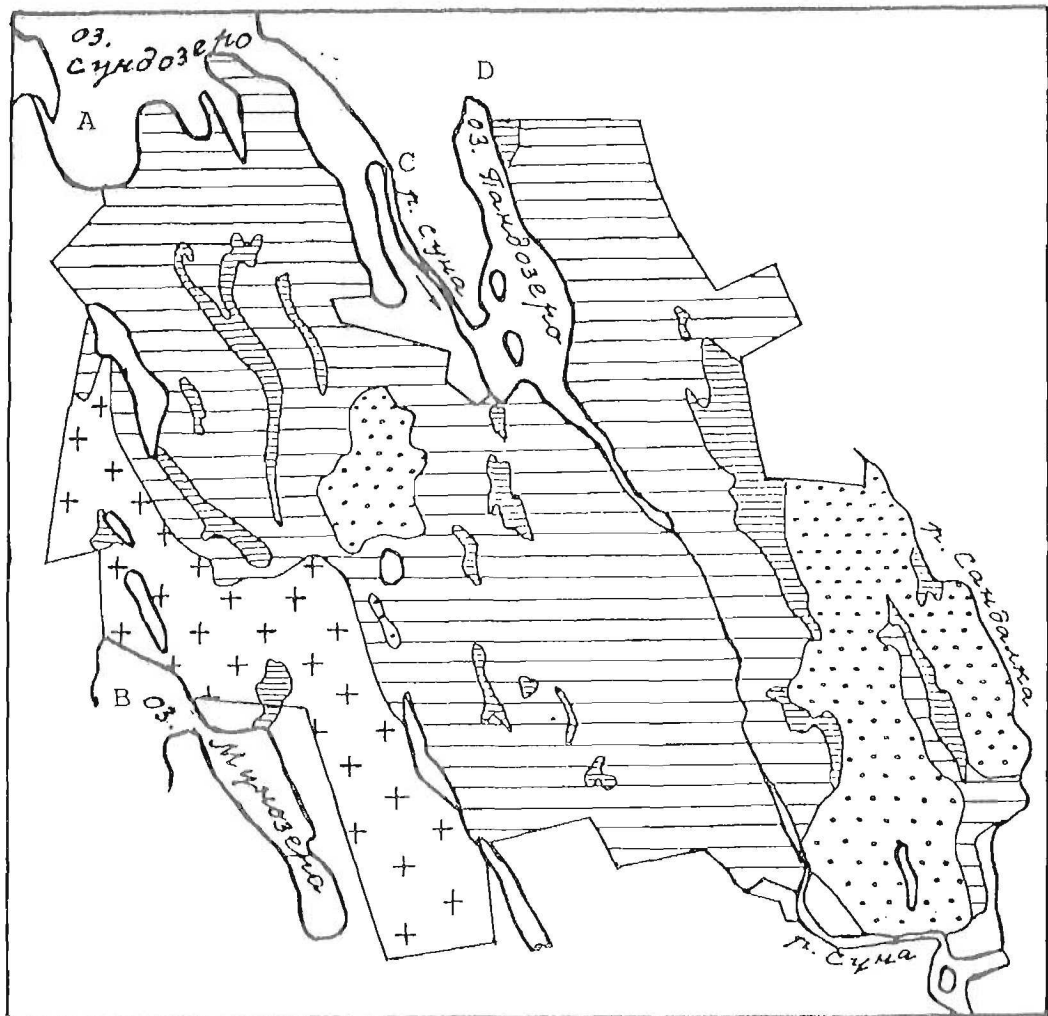
Kivatsun luonnonpuisto sijaitsee Karjalan ASNT:n Kontupohjan piirissä (61°40' p.l., 34° i.p.) Suunujoen rantamalla. Se on saanut nimensä alueella olevasta kuuluisasta Kivatsun vesiputouksesta. Luonnonpuisto on perustettu v. 1931. Sen pinta-ala on vaihdellut moneen otteeseen. Nykyisin se on 10 460 ha; suojavyöhyke mukaan lukien n. 17 000 ha (Ivanter, Tihomirov, 1988).

Luonnonpuisto edustaa keskitaigavyöhykettä, jossa metsät kattavat lähes 90 % ja suot 7 % pinta-alasta loppuosan ollessa järviä, jokia, pieniä niittyjä ja asutusta. Metsäkasvillisuus on havupuuvältaista (74 %), josta 42 % on mäntymetsää ja 32 % kuusimetsää. Loput metsistä kuuluvat pääasiassa sekundäärisiin lehtimetsiin, joista laajimmalle levinneitä ovat koivumetsät (n. 15 %). Haavikoita on n. 7 % ja paikoitellen esiintyy myös harmaaleppää ja tervaleppää kasvavia alueita (Tihomirov, 1988).

Luonnonpuistossa tavataan metsiköitä, joissa esiintyy metsälehmusta (Tilia cordata). Ne sijaitsevat ravinteikkaalla maaperällä selänteiden juurella. Tavallisesti lehmusta esiintyy verhopuustossa 3 - 5 metrin korkuisina ryhminä, mutta toisinaan tavataan jopa 80 - 100 vuoden ikäisiä ja 18 - 20 metrin korkuisia puita. Purojen varrella runsasravinteisella maaperällä kasvaa yksittäisiä 3 - 5 metrin korkuisia vuorijalavia (Ulmus glabra) (Jakovlev, 1973; Tihomirov, 1988).

Luonnonpuiston mutkikas geologinen kehitys on huomattavasti muokannut sen nykyistä maisemarakennetta. Tänne on levinnyt keskiproterotsooisen kauden sedimentääris-vulkano-geenisia kivilajeja, gabro-diabaasi-intruusioita monilukuisine tektonisine murroksineen. Näitä intruusioita peittävät koostumukseltaan erilaiset kvartaariset muodotumat, joiden paksuus vaihtelee 0,5 - 1 metrillä 5 - 10 metriin. Luonnonpuistossa on erotettu geologis-geomorfologiselta pohjalta seuraavia maastotyyppiejä: kumpuileva moreenitasanko, savitasanko, glasifluviaaliset kerrostumat ja denudaatio-tektonista alkuperää oleva kumpuileva harjuselänne (kuva 1). Kullakin maastotyyppillä on tietyt kasvillisuuteen liittyvät erikoispiirteensä ja jokainen niistä koostuu tietyn tyyppisistä metsistä ja soista (Jakovlev, 1969; Tihomirov, 1988).

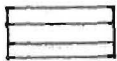
Luonnonpuiston järvi-suokerrostumista on tehty 5 itiösiitepölydiagrammia, joista neljä on julkaistu (Jelina, 1971, 1981; Filimonova, Jelovitsheva, 1988). On tehty myös 12 radiohiiliajoitusta ( $C^{14}$ ), sekä tutkittu pinnanmuodoltaan erilaisissa kohteissa sijaitsevien 10 suon (yli 40 profiilin) stratigrafiaa. Kuivien notkojen kasvilli-



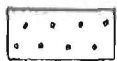
Kuva 1. Kivatsun luonnonpuiston maiseman perustyyppit (F. Jakolevin 1969 mukaan mukailtuna). A=Suununjärvi, B= Munjärvi, C=Suunujoki, D=Paanajärvi.



Denudaatio-tektonista alkuperää oleva selännemaasto (polygeneettinen korkokuva)



Moreenitasanko ja savikko



Glasiofluviaalinen kerrostuma



Suo



Järvi

suknessiot on rekonstruoitu palynologisten tietojen ja radiohiilimääritysten perusteella, ja vesistöjen ja soiden suknessiota tutkittaessa on käytetty turpeessa ja sapropeeissa säilyneiden makroskooppisten kasvinjäännösten lajikoostumusta. Näiden tietojen pohjalta on tehty tutkittujen suokerrostumien biostratigrafinen aikajaotus. Tällöin huomioitiin erityyppisten turvekerrosten väliset luonnolliset rajat, maatumisasteen muutokset sekä turpeen keskimääräiset lineaariset kasvuarvot, jotka G.A. Elina oli laskenut Blytt-Sernanderin mukaan eri ilmastovyöhykkeitä vastaaville turvekerrostumille (Elina ym., 1984)

Myöhäisglasiaaliaikana Äänisjärven alueella oli laaja vesistö, jossa veden pinta oli 57 - 67 metriä nykyistä Äänisjärven veden pintaa korkeammalla (Devjatova, 1986). Tämän vuoksi noin 70 % luonnonpuistosta oli veden peitossa. Tänä aikana muodostuivat savitasangot, joiden pohjalle oli kertynyt savea ja silttiä. Postglasiaalikauden aikana tapahtuneen Baltian kilven kohoamisen tuloksena Äänisjärven veden pinta laski ja jo myöhäisdryaskauden (DR<sub>3</sub>) alkuun mennessä suurin osa luonnonpuiston pinta-alasta vapautui vedestä. Kuitenkin koko holoseenikauden aikana tämän vesistön transregressiivinen toiminta vaikutti alueen hydrologiseen tilanteeseen. Saatujen tulosten avulla oli mahdollista rekonstruoida luonnonpuiston kasvillisuuden kehityshistoria myöhäisdryaskaudelta nykypäiviin asti.

Myöhäisdryaskaudella (DR<sub>3</sub> 10 900 - 10 150 vuotta sitten) postglasiaaliajan vesistöissä jatkui massiivisten savikerrostumien muodostumisprosessi 1,7 - 2,7 mm:n vuosivauhdilla, mikä johti vesistöjen madaltumiseen. Vedettömillä alueilla oli tähän aikaan metsätundratyyppisiä harvoja koivikkoja ja tundra-alueen varpu-lehtisammaltyyppejä yhdyskuntia (Betula nana, Salix sp., Ericaceae, Bryales). Niiden joukossa oli edustettuina muutamia Lycopodiaceae-lajeja (Diphazium complanatum, Huperzia selago, Lycopodium annotinum, L. dubium, L. lagopus) sekä Polypodiaceae ja Botrychium lunaria. Huomattavia alueita peittivät periglasiaaliset Artemisia- ja Chenopodiaceae-valtaiset kasvillisuusryhmät. Viimeksimainittuja edustivat tyypilliset avoimen maaperän lajit (Chenopodium album, C. polyspermum, C. viride), kuivakkokasvit (Eurotia ceratoides, Kochia laniflora) ja suolakkokasvit (Atriplex kuzenevae, A. nudicaulis, Salicornia herbacea, Salsola kali).

Preboreaalikauden (PB; 10 150 - 9 200 vuotta sitten) aikana täällä olivat vallitsevina valoisat harvapuiset koivumetsät. Niissä oli hyvin kehittynyt pintakasvillisuus, joka koostui saniaisista (Polypodiaceae, mm. Athyrium filix-femina, Polypodium vulgare), liekokasveista (Lycopodiaceae), erilaisista ruohovartisista kasveista (Asteraceae, Cyperaceae, Fabaceae, Poaceae, Polygonaceae, Ranunculaceae), varpukasveista (Ericaceae) ja lehtisammalista (Bryales). Metsien ohella säilyivät tundravyöhykkeelle ominaiset varpu-lehtisammalkasvustot ja periglasiaaliset Artemisia- ja Chenopodiaceae-kasvustot, joiden joukossa esiintyi tyrniä (Hippophaë) ja efedraa (Ephedra).

**Boreaalikaudella** (BO; 9 200 - 7 800 vuotta sitten) mänty-metsät alkoivat voimakkaasti levitä tälle alueelle. Ne olivat koivun rinnalla valtapuustona ja valtasivat alaa karuilla ja heikosti maannostuneilla korkeilla harjanteilla. Aluspuustossa esiintyi satunnaisesti leppää (Alnus), pähkinäpensasta (Corylus) ja jaloja lehtipuita, mikä johtui ilmaston lämpenemisestä (Klimanov, Elina, 1980). Koko boreaalikautta luonnehtii sulkeutunut metsäkasvillisuus. Boreaalikautena jäljelle jääneiden vesistöjen veden pinta laski huomattavasti. Tämä johtui maankuoren kohoamisesta, mikä aiheutti Äänisjärven regression ja alueen eroosiopohjan muuttumisen (Devjatova, 1986). Tällöin alkaneen ilmaston lämpenemisen seurauksena plankton ja benthos runsastuivat madaltuneissa vesistöissä, minkä vuoksi niissä alkoi karttua sapropeelia (8 680  $\pm$  60 vuotta sitten; TA-1506; 8 130  $\pm$  120 vuotta sitten; TA-1942) ja matalavetisille alueille levisi vesi- ja kosteikkokasvustoa (Nymphaea, Nuphar, Phragmites, Sparganiaceae, Typha angustifolia, T. latifolia). Tämän kauden jälkipuolella tapahtunut veden pinnan jyrkkä aleneminen aiheutti savitasangon useiden vedestä vapaiden osien soistumisen. Pieniä mutasuotyyppisiä järviruoko- ja koivuturvekerrostumia alkoi muodostua välittömästi sapropeelien päälle. Lisäksi näissä turvekerrostumissa tavataan vesikasvien (Typha, Nuphar) jäännöksiä.

Eräällä pienellä glasifluvიაalisten kerrostumien keskellä sijaitsevalla suolla alkoi boreaalikauden lopulla sapropeelin päälle kerrostua minerotrofista rahkaturvetta (8 250  $\pm$  80 vuotta sitten, TA-890) (Elina, 1981).

**Atlanttisella kaudella** (AT, 7 800 - 4 900 vuotta sitten) tämän alueen kasvipeitteessä dominoivat metsät, jotka koostumukseltaan ja rakenteeltaan muistuttivat lähinnä eteläisen taigavyöhykkeen metsiä. Tutkimukset osoittivat, että AT-kausi oli epähomogeeninen. Se jaetaan itiö-siitepölykompleksien mukaan kolmeen alajaksoon (AT<sub>1</sub>, AT<sub>2</sub>, AT<sub>3</sub>), joiden aikana tapahtui sarja suksessioita. AT<sub>1</sub>-alajakson aikana (7 830  $\pm$  100; TA-1320) olivat vallitsevina mäntymetsät sekä mänty-koivumetsät, joissa esiintyi heinäkasveja ja lehtisammalia. Niissä tavattiin myös yksittäisiä kuusia, jalavia (Ulmus), pähkinäpensaita (Corylus), tervaleppiä (Alnus glutinosa) ja harmaaleppiä (A. incana). AT<sub>2</sub>-alajakson aikana kasvipeitteessä ilmeni jo joitakin alueellisia eroja: suurten harjanteiden muodostamassa maastossa alkoi mäntymetsien ja mänty-koivumetsien ohella vallata alaa kuusi-mäntymetsät. Savikoilla ja moreenitasangoilla olivat edelleen vallalla männiköt ja koivikot, joiden seassa esiintyi vähän kuusta. Tällaisen eron aiheuttaa ennen kaikkea edafinen tekijä: suurten harjanteiden muodostaman maaston runsasravinteinen maaperä sisälsi karbonaattikivilajeja ja emäksisiä kivilajeja. AT<sub>2</sub>-alajaksossa tavattiin seuraavia jaloja lehtipuita: jalavaa (Ulmus), tammea (Quercus) ja lehmusta (Tilia). AT<sub>3</sub>-alajakson aikana luonnonpuistossa tulevat vallalle eteläisen taigavyöhykkeen mänty-kuusimetsät.

AT-kauden aikana savitasangolla alkoi mataloituneiden vesistöjen nopea soistuminen, jolloin myös ruoko-, korte-, puu-ruoko-, ruskosammal- ja rahkasammalyhdyskunnat alkoivat levitä. Atlanttisen kauden aikana soille kerrostui 1,25 - 3 metriä turvetta. Turpeenmuodostumisnopeus oli verrattain suuri: 0,58 - 0,92 mm/v. Soiden kehittymistä seurasivat verrattain taajat sukkessiovaihtelut, minkä osoittaa turvekerrostumiin stratigrafia. Esimerkiksi AT-kauden jälkipuoliskolla Čečkino-suolla kortteet korvautuivat eutrofisilla leväkkökasviyhdyskunnilla, Moškarnoe-suolla korteyhdyskunnat korvautuivat sara- ja sara-ruskosammal-yhdyskunnilla. Glasifluviaalisen maaston soistuminen alkoi AT-kauden jälkipuoliskolla, jolloin mesotrofiset leväkkö-rahkasammal-, korte- ja puu-ruokokasviyhdyskunnat alkoivat levitä. Lisäksi niiden aikaansaamat turvekerrostumat sijaitsivat ohuen sapropeelikerroksen päällä tai välittömästi saven päällä.

Suurin osa luonnonpuiston alueella olevista jäätikön jättämistä järvistä soistui AT-kauden aikana ja jäljellejääneissä pikkujärvissä sapropeelin karttuminen jatkui.

Subboreaalikausi (SB, 4 900 - 2 500 vuotta sitten) alkoi voimakkaalla kylmenemisellä (Klimanov, Elina, 1980), mikä johti kasvipeitteessä tapahtuneisiin huomattaviin muutoksiin. Kuusen ja jalojen lehtipuiden määrä väheni metsissä. SB-kauden jälkipuolella tapahtunut ilmaston lämpeneminen lisäsi kuusen osuutta metsissä ja sai aikaan lehtisammalta kasvavien kuusi- ja mänty-kuusimetsien leviämisen luonnonpuiston alueella. Jalojen lehtipuiden osuus oli hieman kasvanut, mutta ei saavuttanut enää AT-kauden tasoa. SB-kauden lopulla ilmasto viileni jälleen jonkin verran, mikä ilmeni kuusen ja jalojen lehtipuiden osuuden pienenemisenä metsissä.

SB-kauden aikana soiden kehittyminen jatkui tällä alueella. Ilmaston kylmeneminen, kosteuden väheneminen (Klimanov, Elina, 1980) sekä Äänisjärven vedenpinnan ja alueen eroosion voimistuminen (Devjatova, 1986) toivat huomattavia muutoksia kasviston lajikoostumukseen. Näin ollen savitasangolla ja harjanteiden välisissä notkoissa sijaitsevilla soilla levisivät laajalti eutrofiset puu-, heinä- ja ruohokasvustot (järviruoko, raate, korte). Ruoho- ja ruoho-ruskosammalyhdyskuntiin verrattuna tällaisille kasviyhdyskunnille oli ominaista matalampi pohjaveden pinta. Näiden soiden (Čečkino, Moškarnoe, Berezovoe) keskiosissa on säilynyt myös puuttomia ruohoisia alueita, jonne oli kerrostunut ruoko-, sara-, sararaate- ja sararahkaturvetta. SB-kauden puolivälissä Dlinnoe-suon jäännejärvi soistui kokonaan, sapropeelikerroksen päälle alkoi kerääntyä rahkaista saraturvetta. Ravinneköyhien glasifluviaalisten kerrostumiin keskellä olevien soiden keskiosissa säilyivät subboreaalikaudella sarasoiden mesotrofiset leväkkörahkasammalkasvustot ja kuivemmilla reuna-alueilla levisivät meso-oligotrofiset ja oligotrofiset suovilla-rahkasammalkasvustot ja rahkasammalkasvustot (*Sphagnum magellanicum*). SB-kaudella turpeenmuodostumisnopeus oli minimaalinen koko holoseenikaudella (0,33 - 0,54 mm/v), tänä aikana soille kertyi 0,75 - 1,25 m turvetta.

**Subatlanttinen kausi** (SA, alkoi 2 500 vuotta sitten ja jatkuu vielä nykypäivinä) jaetaan yleensä kahteen alajaksoon: SA<sub>1</sub> ja SA<sub>2</sub>. SA<sub>1</sub>-alajakson aikana tutkitulla alueella olivat edelleen vallalla keskitaigavyöhykkeen kuusimetsät sekä mänty-kuusimetsät, joissa koivulla ja lepällä oli vähäinen osuus ja jaloja lehtipuulajeja esiintyi puustossa yksittäin. Itiö-siitepölyspektrien mukaan arvioiden SA-kauden jälkipuoliskolla kasvilajisto on muuttunut lähes nykyisen kaltaiseksi. Selänteitä ja harjujen lakia peittivät mänty- ja kuusi-mäntymetsät, joiden joukossa esiintyi koivua. Niiden rinteillä ja moreenikummuilla säilyivät mustikka-lehtisammaltyyppiset kuusimetsät ja painanteissa heinää kasvavat kuusikot, joissa esiintyi myös tervaleppää (Alnus glutinosa) ja jonkin verran metsälehmusta (Tilia cordata) ja vuorijalavaa (Ulmus glabra) aluspuustossa. Tällaiset metsän ekologiset biogeokenoosisarjat ovat luonnonpuiston alueella nykyään hyvin edustettuina. Savitasangon ja selännealueen suot ovat pysyneet nykypäiviin asti eutrofisessa kehitysvaiheessa. Hydrologisen ja hydrokemiallisen tilanteen muuttumisen seurauksena niiden kasvipeitteessä tapahtui huomattavia sukkessioita: metsittyneiden yhdyskuntien osuus pieneni ja niiden tilalle levisi sara- sekä sara-, ruoho- ja heinäkaskustoja. Rahkasammalet alkoivat levitä voimakkaasti näille soille viimeisen vuosituhannen aikana. Tähän päivään mennessä tänne on muodostunut mättäisiä lettokomplekseja, joissa esiintyy rahkasammalmättäitä ja sara- tai sara-ruskosammalrimpiä.

Moreenikerrostumien ja glasifluviaalisten kerrostumien keskellä olevilla soilla, jotka lakkasivat olemasta pohjavesien vaikutuksen alaisina, levisi subatlanttisen kauden aikana varpu-rahkasammalkaskustoja (Sphagnum fuscum, S. angustifolium, S. magellanicum) ja harvassa kasvavia mäntyjä, ombrotrofisia suovilla- ja leväkkö-rahkasammalkaskustoja (Sphagnum balticum, S. majus) ja niiden komplekseja, sekä reunamilla mänty-varpu-rahkasammalkaskustoja. Ne suot, joilla muualta tulevien vesien vaikutus säilyi voimakkaana, pysyivät mesotrofisina ja niillä kasvoi edelleen sara-rahkasammal- ja puu-heinä-rahkasammalyhdyskuntia. SA-kauden aikana turpeenmuodostumisnopeus vaihteli huomattavasti: ruohoisilla saranevoilla 0,38 - 0,96 mm/v, letoilla ja keidassoilla 0,42 - 1,25 mm/v; eri suoalueilla turvekerrostumat kasvoivat tänä aikana kaikkiaan 0,5-2,75 m.

Antropogeeninen vaikutus luonnonpuiston nykyiseen alueeseen oli useiden vuosisatojen ajan sen perustamiseen asti paikallista: täällä harsittiin metsää, poltettiin hiiltä, louhittiin kuparimalmia, raivattiin alueita heinäniittyjä varten, rakennettiin teitä. Tämän seurauksena aarniometsien koostumus ja keskinäiset suhteet muuttuivat ja alueelle ilmaantui niittykaskustoa, lehtimetsiä ja sekametsiä. A.A. Tihomirovin (1988) mukaan luonnonpuiston metsien koostumukseen ovat suuresti vaikuttaneet metsäpalot, joita sattui täällä usein ennen luonnonpuiston perustamista. Nykyään alueella on runsaasti palonjälkeisiä kangasmetsiä: kanerva-puolukkatyyppistä lehtisammal-



jäkälamännikköä ja mustikka-puolukkatyyppistä jäkälä-lehtisammalmännikköä. Näiden kangasmetsien heinä- ja varpu-kasvillisuus on köyhtynyt voimakkaasti palamattomiin alueisiin verrattuna.

Nykyään luonnonsuojelualueelle on perustettu koealaverkosto (yli 50 koealaa  $\times$  0,2 ha) ja 10 ekologista tutkimuslinjaa, joilla ryhdyttiin tekemään kasvipeitteen sukkessiohavaintoja vuodesta 1978 lähtien (Paal, 1983). Ne kattavat luonnonpuiston kaikki pääasialliset maisematyypit. Kaikkien luonnonpuistossa tehtyjen tutkimusten tulokset julkaistaan vuosittain ilmestyvässä Luontokronikassa.

## K I R J A L L I S U U S

- Devjatova E.I. 1986. Prirodnaja sreda i ee izmenenija v golocene (Poberež'e severa i centra Onežkogo ozera). Petrozavodsk. (Luonnonympäristö ja sen muutokset holoseenin aikana; Äänisjärven pohjois- ja keskirannikko. Petroskoi). 106 s.
- Elina G.A. 1971. Korreljacija sporovo-pyl'tsevyh spektrov golocena Karel'skoj ASSR, Leningradskoj oblasti i Finljandii. V kn.: Palinologija golocena. (Karjalan ASNT:n, Leningradin alueen ja Suomen holoseenikauden itiö-siitepölyspektrien korrelaatio. Kirjassa: Holoseenin palynologia). Moskova. S. 91-104.
- Elina G.A. 1982. Printsipy i metody rekonstrukcii i kartirovaniya rastitel'nosti golocena. (Holoseenikauden kasvillisuuden rekonstruointi- ja kartoitusperiaatteet sekä menetelmät). Leningrad. 156 s.
- Elina G.A., Kuznecov O.L., Maksimov A.I. 1984. Strukturno-funkcional'naja organizacija i dinamika bolotnyh ekosistem Karelii. (Karjalan suoekosysteemien rakenteellinen ja toiminnallinen organisointi ja dynamiikka). Leningrad. Nauka. 128 s.
- Filimonova L.V., Elovičeva J.K. 1988. Osnovnye etapy razvitija rastitel'nosti lesov i bolot v golocene na territorii zapovednika Kivač. V kn.: Bolotnye ekosistemy Evropejskogo Severa. Petrozavodsk. (Kivatsun luonnonpuiston holoseenikauden aikaisten metsien ja soiden kasvillisuuden pääkehitysvaiheet. Kirjassa: Euroopanpuoleisen pohjoisosan suoekosysteemit). Petroskoi. S. 94-109.
- Ivanter E.V., Tihomirov A.A. 1987. Zapovednik Kivač. V kn.: Zapovedniki evropejskoj časti RSFSR. Č. I / pod obšč. red. V.E. Sokolova, E.E. Syroečkovskogo. (Kivatsun luonnonpuisto. Kirjassa: VSFNT:n Euroopan puoleisen osan luonnonpuistot, I osa. Toim. Sokolov V.E., Syroečkovskij E.E.). Moskova. S. 100-128.
- Jakovlev F.S. 1969. Geografičeskie komplekсы zapovednika Kivač. V kn.: Trudy zapovednika Kivač, vyp. 1. (Kivatsun luonnonpuiston maantieteelliset kokonaisuudet. Kirjassa: Kivatsun luonnonpuistossa tehtyjä tutkimustöitä, 1). S. 3-21.
- Jakovlev F.S. 1973. Soobščestva s širokolistvenno-lesnymi elementami na severnoj granice ih areala. V kn.: Trudy zapovednika Kivač, vyp. 2. (Jalojen lehtipuiden muodostamat metsäkasvustot levinneisyysalueensa pohjoisrajalla. Kirjassa: Kivatsun luonnonpuistossa tehtyjä tutkimustöitä, 2). S. 32-39.

- Klimanov V.A., Elina G.A. 1980. Paleoklimat Severo-Zapada evropejskoj časti SSSR v golocene. Dokl. AN SSSR, t. 252, № 2. (SNTL:n Euroopan puoleisen luoteisosan holoseenikauden aikainen paleoilmaisto. SNTL:n Tiedeakatemia esitelmiä, 252. nidos, n:o 2). S. 419-423.
- Paal J.L. 1983. Diskretnost' i nepreryvnost' rastitel'nosti srednej tajgi (na primere napočvennogo pokrova zapovednika Kivač). Avtoref. diss. kand. biol. nauk. (Keskitäigavyöhykkeen kasvillisuuden diskreettisyys ja jatkuvuus /esimerkkinä Kivatsun luonnonpuiston pintakasvillisuus/. Referaatti biologian kandidaatin väitöskirjasta). Tartto. 19 s.
- Tihomirov A.A. 1988. Rastitel'nost' i flora zapovednika Kivač. V kn.: Florističeskie issledovanija v Karelii. Petrozavodsk. (Kivatsun luonnonpuiston kasvillisuus ja kasvisto. Kirjassa: Karjalan kasvistotutkimuksia). Petroskoi.

## 5 METSIEN LAJISTON SUOJELU JA SUKKESSIO

Rauno Väisänen

### 1 J O H D A N T O

Luonnonsuojelun perimmäisenä tavoitteena on luonnon monimuotoisuuden säilyttäminen. Luonnonsuojelualueiden perustaminen on merkittävin keino tähän tavoitteeseen pääsemiseksi. Aina aluerauhoitus ei kuitenkaan takaa alkuperäisen lajiston säilymistä. Erityisesti lajit, jotka ovat sidoksissa tiettyyn sukkessiovaiheeseen ovat ongelmallisia, eikä niitä voida tehokkaasti suojella ilman suojelualueiden määrätietoista hoitoa.

Kun Suomessa selvitettiin, mitkä lajit ovat uhanalaisia eli vaarassa hävitä alueelta ihmisen toimien seurauksena, kävi ilmi, että tällaisia lajeja on paljon varsinkin erilaisissa metsissä (Rassi ym. 1986, Rassi & Väisänen 1987). Erityisen merkittäviä eliöryhmiä ovat tässä suhteessa selkärangattomat eläimet, sienet ja itiökasvit (Taulukko 1).

Taulukko 1. Uhanalaisten lajien lukumäärä eliöryhmittäin erilaisissa metsissä Rassin ym. (1986) mukaan.

	Aarniot	Lehdot ja leh- timetsät	Harju- metsät	Kulo- alueet	Metsät yhteensä	Kaikki elin- ympä- ristöt
Selkärankaist	4	5	1	0	17	69
Selkärangattomat	72	89	7	13	200	402
Putkilokasvit	0	19	7	0	34	182
Sammalet ja levät	10	12	0	0	26	131
Sienet ja jäkälät	49	119	0	0	181	267
Yhteensä	135	244	15	13	458	1 051

Metsien sukkession yleispiirteet tunnetaan verraten hyvin ainakin puiden ja muiden putkilokasvien osalta, vaikka periaatteellisia näkemyseroja sukkession yleisestä kuls-  
takin on edelleen olemassa (esim. Finegan 1984).

Mutta yllättävän vähän tiedetään siitä, mitkä sukkession vaiheet ovat luonnonsuojelun kannalta keskeisiä esimerkiksi tuhansille hyönteislajeille (Heliövaara & Väisänen 1984) tai piensienille. Alustavia päätelmiä näistä eliöryhmistä voidaan tehdä epäsuorasti ympäristön rakenteen ja käytettävissä olevien resurssien perusteella.

Eräissä tutkimuksissa (Biström & Väisänen 1988, Niemelä ym. 1988) on vertailtu eri ikäisten metsien eläinlajiston koostumusta ja monimuotoisuutta, mutta paikkojen välinen ero vaikuttaa tuloksiin. Vain harvoin on tutkittu tiettyjen metsänhoidollisten toimien pitkäaikaisia vaikutuksia eläinlajistoon yhdessä paikassa, jolloin lajiston muutoksia olisi voitu tarkastella esim. hakkuun ja kulotuksen jälkeisen sukkession aikana (esim. Huhta ym. 1967).

## 2 LAJISTOLLINEN DIVERSITEETTI ERI- IKÄISISSÄ METSISSÄ

Eri eliöryhmien suhteelliset lajimäärät eroavat toisistaan huomattavasti sukkession aikana. Brittein saarilla tehtyjen tutkimusten mukaan putkilokasvien lajimäärä on suurimmillaan melko varhain sukkession alkuvaiheessa, kun taas sienten ja eräiden hyönteislahkojen lajistollinen huippu saavutetaan vasta selvästi pitemmän ajan, useiden vuosien kuluttua (Southwood ym. 1979). Vaikka näiden tutkimusten tuloksia ei voida sellaisenaan yleistää taigan olosuhteisiin, lienevät ne pääpiirteissään samansuuntaisia ja karkeasti pohjoisiin taigan olosuhteisiin sovellettavissa.

Samantapainen käsitys on esitetty kanadalaisista metsähyönteisistä (McLeod 1980): lajimäärä nousee muutamana vuoden ajan, saavuttaa huippunsa ja kääntyy hitaaseen laskuun. Huipun saavuttamiseen kuluu sitä kauemmin aikaa mitä suuremmasta alueesta on kyse, ja laajoilla alueilla huippu on myös pieniä alueita korkeampi. Tähän vaikuttavat erityisesti leviämisekologiset tekijät. Pienillä alueilla reunaalueiden määrä on myös suhteellisesti suurempi. Varjoisaa ja kosteaa pienilmastoa suosivat lajit lienevät tässä suhteessa vaateliaimpia eikä pieniltä suojelualueilta juuri tavata synkän aarniometsän lajistoa. Verrattaessa hyönteisiä ja sieniä voidaan niiden leviämistapojen perusteella karkeasti päätellä, että itiöiden avulla tehokkaasti leviävillä sienillä habitaatin laatu on ratkaisevan tärkeä, kun taas hyönteisille habitaatin ominaisuuksien ohella myös sopivien metsälaikkujen etäisyyksillä ja koolla (ns. saarimaantieteellisillä tekijöillä) on hyvin keskeinen merkitys niiden lajistolliselle monimuotoisuudelle.

Miksi sitten sieni- ja hyönteislajisto näyttäisi lisääntyvän metsässä paljon pitempään kuin putkilokasvilajisto? Ehkä perustelluimpana selityksenä voidaan esittää, että metsän ikääntyessä lahoavaa puutavaraa on käytettävissä yhä enemmän (tiettyyn rajaan saakka) ja näin ollen alunperin niukka hajotuseliöstö runsastuu ja monipuolistuu vasta paljon putkilokasveja ja niillä eläviä lajeja myöhemmin.

Sukcession edetessä myös metsän vertikaalirakenne monipuolistuu. Metsän "arkkitehtuuri" vaikuttaa keskeisesti eri hyönteisryhmien runsauteen ja lajimääriin (Lawton 1983).

Tietyssä vaiheessa metsä on sekä riittävän suojaisa että valoisa ja lämmin hyvin monille hyönteislajeille. Vielä tämän jälkeenkin uusia lajeja ilmaantuu metsiin, mutta hidastuvalla nopeudella ja avointen paikkojen lajien samalla väistyessä.

Vihreiden kasvien ja niitä syövien herbivorien lajistollisia muutoksia sukkession aikana on pidetty oivallisena kasvien ja hyönteisten vuorovaikutusten tutkimuskohteena yhteisötasolla (Brown 1985). Hyönteislajien elämänsykli-strategiat liittyvät läheisesti elinympäristön kasvillisuuden rakenteeseen. Sukkession aikana eivät vain kasvit vaikuta eläimistön kehitykseen, vaan eläimet muokkaavat samoin kasvisukkession kulkua. Herbivorihyönteiset vaikuttavat kasvien eloonjäämiseen, kasvuun ja lisääntymispotentiaaliin. Yhteisötasolla hyönteisten kasvisukkessiota hidastava vaikutus on verrattavissa selkärankaisten vastaavaan vaikutukseen.

Suurena vaikeutena lajistollisen monimuotoisuuden tutkimuksessa ovat sekä eri eliöryhmien väliset suuret erot että vähäistenkin ympäristön laadussa olevien erojen vaikutukset lajistoon. Koko metsän kaikkien eliöryhmien samanaikainen selvitys on työlästä. Maaperän ravinteisuus, pienilmasto tai monet bioottiset tekijät saattavat vaikuttaa lajistoon (ja sukkessioon) enemmän kuin pelkkä metsän ikä.

### 3 U H A N A L A I N E N L A J I S T O E R I - I K Ä I S I S - S Ä M E T S I S S Ä

Luonnonsuojelun kannalta ei sinänsä ole keskeistä, kuinka suuri tietyn alueen lajistollinen diversiteetti on, vaan kuinka paljon siellä elää uhanalaisia lajeja. Sekä lajistollisen monimuotoisuuden että uhanalaisten lajien käyttö suojelun perusteena on sidoksissa tutkitun alueen pintaalaan. Periaatteessa pyritään suojelemaan mahdollisimman suurta kokonaislajimäärää globaalisesti. Suuri lajimäärä tietyllä alueella ei tarkoita, että siellä tavattu lajisto olisi kokonaisuuden kannalta erityisen merkittävä, kun taas minkä tahansa lajin ainoa esiintymispaikka on aina suojelun arvoinen. Uhanalaisuustarkastelun avulla ratkeavat pelkkien lajimäärien käyttöön liittyvät mittakaavaongelmat. Tietyllä tarkastellulla alueella huomio kohdistetaan juuri siellä suojelun kannalta kiireellisimpiin lajeihin, jolloin paikalliset ja yleiset lajiston suojelutavoitteet pääosin yhdentyvät.

Suomalaisessa metsässä on kaksi sukkessiovaihetta, joihin suoraan liittyy suuri joukko uhanalaisia lajeja. Vanha metsä, aarniometsä, jossa on paljon lahoavaa puuta ja hyvin kehittynyt hajottajaeliöstö, on suojelun ja tutkimuksen tärkein kohde. Palanut metsä on heti kulon jäljiltä useiden kovakuoriaisten ja luteiden elinympäristö. Muutamat lajit elävät palaneen puun sienillä. Näistä lajeista useimmat ovat hävinneet Suomesta, eräät jo kauan sitten, metsäpalojen vähenemisen takia. Myös palaneiden metsien ja aarniometsien mosaiikilla on ollut merkitystä

lajistolle, sillä ainakin muutamat aarniometsäkovakuo-  
riaiset suosivat osin palaneita runkoja.

Kolmas metsän sukkessiovaihe, joka on lajiston suojelun kannalta merkittävä, on nuoren metsän lehtipuuvaihe. Lehtipuuvaiheessa metsän lajistollinen diversiteetti on suuri, vaikka uhanalaisia lajeja siinä ei juuri esiinny. Sen sijaan lehtipuuvaihe vaikuttaa erittäin paljon siitä vuosikymmenien kuluttua kehittyvän vanhan metsän diversiteettiin. Vanhojen lahoavien lehtipuiden eliölajisto (hyönteiset, nilviäiset, sienet, sammalet) on erittäin monipuolinen. Vastaavasti vanhoissa metsissä, joista lehtipuut on sukkession alkuvaiheessa poistettu, elää vain osa suojelun kannalta keskeisistä aarniolajeista.

Kaikki metsän kehitysvaiheet eivät ole lajistoltaan oleellisesti kärsineet voimistuvasta ihmistoiminnasta. Nuorten ja keski-ikäisten metsien yleinen lajisto ei liene oleellisesti muuttunut eikä niiden lajistollinen diversiteetti ei ole varsinaisesti laskenut. Koska esimerkiksi hyönteisten lajimäärä on nuorissa metsissä suurimmillaan, vertailevissa tutkimuksissa (mm. Biström & Väisänen 1988) on havaittu, että vanhojen metsien kenttäkerroksen ja pohjakerroksen lajimäärä on nuoria ja hoidettuja metsiä pienempi. Tällaisia tuloksia on saatu käyttäen useita eri menetelmiä (pitfall, dry funnel, seula, haavi ym.): vanha luonnontilainen metsä vaikuttaa näin kovin köyhältä.

Vasta puuta hajottavan eliöstön tutkimus paljastaa vanhojen metsien tärkeimmän suojelukohteen, siellä runsaan ja monipuolisen lahoavan puuaineksen. Maatuvassa puussa elävässä hyönteislajistossa on erotettu neljä vaihetta (Ehnström & Wallden 1987). Ensimmäisen lyhyen vaiheen aikana puun kuorta syövät etenkin kaarnakuoriaiset, joista monet ovat nykyisin runsastuneet kuorellisen puutavaran tuholaisiksi talousmetsissä. Näitä seuraa muutaman vuoden pituinen kuorta ja puuaineksen pintakerroksia syövien lajien ryhmä, johon kuuluu myös eräitä uhanalaisia lajeja. Kolmantena on suojelun kannalta tärkein, jopa vuosikymmenien pituinen vaihe, jolloin varsinaisen puuaineksen hajoitukseen osallistuvat monet tyyppilliset aarniolajit. Viimeisessä vaiheessa puunhajottajayhteisö korvautuu vähitellen maaperäeläimistöllä puun maatuessa.

Vaikka erilaisessa lahoavassa puussa elää hyin rikas lajisto, se on vaikeasti kvantitatiivisesti tutkittavissa. Runkojen kuoriminen ja särkeminen on paitsi hidasta myös suojelun kannalta jossain määrin arveluttavaa. Ikkunapyydyksillä on saatu suomalaisilta suojelualueilta maatuvien tai pystyyn kuivuneiden runkojen läheisyydestä mielenkiintoista hyönteislajistoa ympäristöä vahingoittamatta. Nämäkin näytteet ovat kuitenkin kvalitatiivisia ja vaikeasti keskenään verrattavissa.



#### 4 HOIDON ONGELMAT LAJISTON SUOJELUSSA

Etelä- ja hemiboreaalisella alueella on metsäpinta-alasta vain 0.07 % suojeltu. Tällainen pinta-ala voi tuskin riittää turvaamaan koko lajiston säilymistä edes lyhytaikaisesti, joten suojelualueiden lukumäärän ja pinta-alan lisäämistä voi pitää ensisijaisena ja kiireellisimpänä tavoitteena vanhojen metsien suojelussa.

Kuitenkin vanhoja metsiä on myös suojelualueiden ulkopuolella. Eräät uhanalaiset lajit tulevat toimeen myös talousmetsissä, mikäli niiden hoidossa noudatetaan tiettyjä luonnonsuojelullisia periaatteita. "Harkitusti hoitamaton" talousmetsä, jonne on jätetty maatuivia runkoja, pökölöitä, keloja ja sekapuustoa, on lajistoltaan monipuolinen eikä aiheuta oleellisia lisäkustannuksia puuntuotannolle.

Varsinaisilla suojelualueilla puulajisuhteiden vähittäinen muuttuminen (mm. ilmansaasteiden vaikutusten ohella) aiheuttaa ongelmia lajiston säilymiselle. Kuusi valtaa alaa lehtipuilta ja männyltä. Mikäli suojelualueita ei hoideta, saattaa niillä tavattava lehtipuiden erikoistunut lajisto vähitellen hävitä. Suomessa on jo jouduttu turvautumaan haapojen siirtoon takaisin metsään ensiapuna arvokkaan hyönteislajiston turvaamiseksi Mäntsälän Hirvihaaran alueella. Tulevaisuudessa tällainen puun siirto voi olla monilla alueilla ajoittain toistuva rutiinitoimi.

Metsien suunnitelmallinen hoito polttamalla takaa erikäisten luontaisten sukkessiovaiheiden olemassaolon ja sopivan lahopuun jatkuvan saatavuuden tulevaisuudessakin. Poltto saattaisi joillakin alueilla vielä kyetä elvyttämään myös osan ns. kulolajistosta. Suojelualueiden hoito pieniä pinta-aloja kerrallaan polttaen on tavanomainen toimi Pohjois-Amerikan kansallispuistoissa. Suomessa, missä suojellut metsät ovat pieniä, voitaisiin ehkä polttaa suojelualueiden lähituntumassa olevia talousmetsiä luontaisen sukkession aloittamiseksi ja luonnontilan palauttamiseksi. Näitä alueita voitaisiin tulevaisuudessa liittää suojeltuihin metsäalueisiin. Samoin kansallispuistojen eräitä talouskäytössä alueita voitaisiin näin palauttaa luonnontilaan.

#### 5 TUTKIMUKSEN TARVE

Metsien luonnonsuojelubiologinen tutkimus on ollut hämmästyttävän vähäistä Suomessa, missä metsien talouskäyttöä on tutkittu hyvinkin paljon. Kuten edellä kävi ilmi, tarvitaan hyvin paljon menetelmällistä tutkimusta sekä lajiston inventointeja että alueiden hoitoa varten. Tietoa puuttuu myös aivan perustasolta. Eräiden hyönteisryhmien (Diptera, Hymenoptera) ja sienten taksonomia ja lajisto tunnetaan erittäin vajavaisesti, eikä näitä merkittäviä ryhmiä voida siten ottaa huomioon lajiston suojelussa. Esimerkiksi käyvät monet sääsket ja kärpäset, jotka elävät joko lahoavalla puuaineksella tai sienirihmastolla, ja

joilla on metsäekosysteemissä hyvin merkittävä rooli hajottajina (esim. Jakovlev 1988).

Lajiston elinympäristövaatimukset tunnetaan useimmissa tapauksissa niin huonosti, että toistaiseksi ei voida varmuudella arvioida metsän rakenteen ja käytettävissä olevan puuaineksen perusteella (mikäli sellaista tietoa olisi saatavilla), onko lajilla edellytyksiä elää tietyllä alueella. Sitäkään ei yleensä tiedetä, minkä kokoinen on pienin elinkelpoinen tietyn lajin populaatio ja kuinka suuren metsän se vähintään tarvitsee säilyäkseen. Autekologinen tutkimus yhdistettynä metsien rakenteellisten ominaisuuksien ja (ravinto)resurssien kattaviin inventointeihin eri puolilla tutkittavaa aluetta vasta mahdollistaisi lajiston tehokkaan suojelun. Elinympäristövaatimusten ohella myös leviämisekologiasta ja populaatioiden keskinäisistä suhteista tarvitaan tietoa suojelualueverkoston kehittämistä varten.

## K I R J A L L I S U U S

- Biström, O. & Väisänen, R. 1988: Ancient-forest invertebrates of the Pyhän-Häkki national park in Central Finland. - *Acta Zool. Fennica* 185: 1-69.
- Brown, V. K. 1985. Insect herbivores and plant succession. - *Oikos* 44: 17-22.
- Ehnström, B. & Wallden, H. W. 1986: Faunavård i skogsbruket. Del 2 - Den lägre faunan. - 352 p. Skogsstyrelsen, Jönköping.
- Finegan, B. 1984: Forest succession. - *Nature* 312 (Nov.): 109-114.
- Niemelä, J., Haila, Y., Halme, E., Lahti, T. & Punttila, P. 1988: The distribution of carabid beetles in fragments of old coniferous taiga and adjacent managed forest. - *Ann. Zool. Fennici* 25: 107-119.
- Heliövaara, K. & Väisänen, R. 1984: Effects of modern forestry on northwestern European forest invertebrates: a synthesis. - *Acta Forest. Fennica* 189: 1-32.
- Huhta, V, Karppinen, E., Nurminen, M. & Valpas, A. 1967: Effect of silvicultural practices upon arthropod, annelid and nematode populations in coniferous forest soil. - *Ann. Zool. Fennici* 4: 87-143.
- Jakovlev 1988: Plodonošenie gribov i sezonnaja aktivnost' dvukrylyh nasekomyh v sosnovyh i osinovyh molodnjakah. - 68 p. Karel'skij filial AN SSSR, Pedrozavodsk.
- Lawton, J. H. 1983: Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. - *Ann. Rev. Entomol.* 28: 23-39.
- McLeod, J. M. 1980: Forest, disturbances, and insects. - *Can. Entomol.* 98: 10-27.
- Rassi, P. mm. 1986: Uhanalaisten eläinten ja kasvien suojelutoimikunnan mietintö. I. Yleinen osa. - Komiteanmietintö 1985:43(1):1-111.
- Rassi, P. & Väisänen, R. (toim. ) 1987: Threatened animals and plants in Finland. - 82 p. Ympäristöministeriö, Helsinki.
- Southwood, T.R.E., Brown, V. K. & Reader, P. M. 1979: The relationships of plant and insect diversities in succession. - *Biol. J. Linnean Soc.* 12: 327-348.

## 6 KASVILLISUUDEN MUUTOSTEN TUTKIMUKSET VIRON LUONNONPUISTOISSA

Ülle Kukk

Viron luonnonpuistot ovat sopiva kohde kasvillisuuden muutosten tutkimiselle useista eri syistä: 1) ne käsittävät suurinpiirtein kaikki Viron kasvimaantieteelliset alueet ja sen luonnolle ominaiset kasvillisuusmuodostumat, 2) ihmisen taloudellinen toiminta luonnonpuistojen alueella on rajoitettu ja sitä valvotaan, 3) on olemassa omat tutkijaresurssit ja muiden laitosten tutkijoita varten on saatu aikaan työskentelyolosuhteet.

Tämä aihepiiri liittyy monessa suhteessa luonnonpuiston erikoispiirteisiin ja sen päämääriin, minkä vuoksi niitä on syytä kuvailla lyhyesti. Virossa on 5 luonnonpuistoa ja yksi kansallispuisto.

Kasvitieteellisistä luonnonpuistoista on epäilemättä mielenkiintoisin Viidumäen luonnonpuisto, joka sijaitsee Saarenmaan länsiosassa. Se on perustettu harvinaisten ja reliktikasvilajien (joita on 50) ja kasviyhdydiskuntien (esim. tammi-mäntymetsän ja lähdesuon) suojelemiseksi ja niiden tilan ja niissä tapahtuvien muutosten seuraamiseksi ja tutkimiseksi.

Matsalun vesi- ja suoalueelle on keskittynyt Itämeren alueen runsain vesi- ja suolintuyhdyskunta. Sen alueella on myös suurimmat kaislikot ja monimuotoinen ranta- ja metsäniittykasvillisuus.

Vilsannin luonnonpuisto on monien merilintujen, mm. haahkan elinpaikka. Kasvitieteellisesti mielenkiintoisia ovat alvarit ja saarten ja rantojen kasvillisuus.

Nigulan luonnonpuisto on perustettu ikivanhan suoalueen säilyttämiseksi ja soistumisprosessien tutkimiseksi.

Endlan luonnonpuisto on myös perustettu vesiensuojelun kannalta tärkeiden suoekosysteemien suojelemiseksi. Tällä alueella yli sadan vuoden aikana hydrologisista oloista tehtyjen mittausten sekä soiden ja turvekerroksen muodostumisesta tehtyjen tutkimusten perusteella sitä voidaan suositella kansainvälisesti merkittävänä vertailualueena.

Lahemaan kansallispuisto sijaitsee Viron pohjoisrannikolla ja sen tekee mielenkiintoiseksi sen ainutlaatuinen luonto ja kulttuurihistoria. Sinne on perustettu kasvillisuuden tutkimista varten 5 luonnonsuojelualueita, jotka sijaitsevat pääasiassa mäntykankailla ja keidassuoalueilla.

Tällaiset luonnonolosuhteet huomioonottaen kasvitieteellisen tutkimuksen kohteena ovat kolme seuraavaa kokonaisuutta: 1) suot ja keidassuot, 2) kangasmetsät, 3) saaret, luodot ja rannikkovyöhyke.

Luonnonpuistojen soilla tutkitaan kahdenlaisia prosesseja. Ensinnäkin kuivatuksen vaikutusta soiden kasvillisuuteen. Ennen luonnonpuistojen perustamista tehty ja myös sen rajojen ulkopuolella suoritettut maanparannustoimet vaikuttavat vielä näinä päivinä sen kasvipeitteeseen. Viidumäen luonnonpuistossa tehty analyysit osoittavat, että lähdesuolla on tapahtunut lajistollisia muutoksia. Harvinainen Schoenus ferrugineus - Juncus subnodulosus -yhdyskunta alkoi korvautua siniheinävaltaisella (Molinia coerulea) yhdyskunnalla, mikä voimistui ojaa lähestyttäessä. Suon pinnanmuodot muuttuvat, varpu- ja ruohokasvikerros niukkenee ja lajisto köyhtyy. Harvinaiset lajit, kuten Juncus subnodulosus, Gymnadenia odoratissima, Pinguicula alpina ja Rhinanthus osiliensis, alkavat kadota. On päätetty ryhtyä toimenpiteisiin lähdesuon harvinaisten kasviyhdyskuntien ja kasvilajien säilyttämiseksi: korjata lähdesuon vesitilannetta sulkulaitteiden avulla; on laadittu suunnitelma hyödynnettyjen turvesoiden muuttamiseksi karpalosoiksi.

Vuonna 1972 laadittiin Nigulan luonnonpuistossa kuivatuksen vaikutukselle alttiissa kasvipeitteessä tapahtuvien muutosten seuraamiseksi 56 analysoitavan profiilin sekä yhden 165 metrin pituisen kasvillisuuden tutkimuslinja kuvaus. Niiden pitkäaikaisen seurannan ja analysoinnin pitäisi selvittää keidassoiden reunamien metsittymislaajuutta ja -nopeutta sekä tämän prosessin kulkua.

Toinen Nigulan luonnonpuistossa 20 vuoden kuluessa tutkittu prosessi on metsien soistuminen soiden keskellä olevilla mineraalisaarekkeilla. Niistä kaksi korkeinta ovat vielä jaloja lehtipuita kasvavaa metsää ja mustikkatyypin kuusikkoa. Koska vesi virtaa keidassuolta suhteellisen matalalla oleville saarille, niiden reunoilla havaitaan mineraalimaaperän soistumista ja voidaan erottaa joitakin metsän ja keidassuon välisiä saranevavyöhykkeitä. Matalammalla olevat saarekkeet ovat jo suometsien peittämiä tai metsä on kuollut. Sukkessioiden seuraamiseksi on tutkittu kolmea pysyvää kasvillisuuden tutkimuslinjaa, missä on peräkkäin 5 x 5 metrin kokoisia pysyviä koealoja. Koealat on piirretty mittakaavassa 1:100. Niiden kuvaukset tehdään 10 vuoden välein. Uusintakuvaukset ovat osoittaneet, että rimpisuo ja puu-varputyyppinen suovyöhyke ovat laajentuneet 5 - 20 m saarekkeiden itäreunalla. Vuohenputkityypin metsän lajisto köyhtyy ja se muuttuu saniaistyyppin metsäksi ja kehittyy jatkuvasti soistuneiden kasvupaikkatyyppien suuntaan. Puusto harvenee ja alkaa uudistua heikosti.

Metsäkasvillisuuden muutoksia tutkitaan pääasiassa Lahemaan kansallispuistossa ja Viidumäen luonnonpuistossa ja nämä tutkimukset jaetaan 3 pääryhmään: 1) metsän luonnollisen uudistumisen tutkiminen, 2) luonnonkatastrofien jälkeinen kasvillisuussukkessio, 3) hirvien, villisikojen ja hyönteisten aiheuttamien vahinkojen vaikutus.

Puuston luonnollista uudistumista tutkitaan 30-luvulla perustetuilla koealoilla puolukka- ja jäkälämänniköissä. Myös luonnonmaiden ja kuloalueiden metsäviljelysten ja niiden kasvien kehitystä seurataan. Kolmas näihin vanhoihin koepalstoihin liittyvä teema käsittää mäntymittarituhojen (Bupalus piniarius) seurannan viimeisen 50 vuoden ajalta.

Viidumäen vanha mäntykangas tuhoutui v. 1969 myrskyn seurauksena. Tutkijat päättivät käyttää tätä luonnonkatastrofia metsän luonnollisen uudistumisen tutkimiseen. Yksi koeala jätettiin kokonaan raivaamatta. Tuulenmurtoalueelle tehtiin 5 pysyvää koealaa. Voidaan mielenkiinnolla todeta, että myrskyn jälkeen harvinaiset Vicia cassubica ja Oxytropis pilosa -lajit runsastuivat, todennäköisesti parempien valoisuusolosuhteiden vuoksi.

Kuitenkin luonnonpuistojen perustaminen aiheutti myös ongelmia, joiden ratkaisemiseksi piti tehdä uusia tutkimussuunnitelmia. Eräs ongelma on hirvien mäntytaimikoille aiheuttamat vahingot. Tutkimuksia tehtiin Lahemaalalla. Kansallispuiston perustamisen myötä täällä lopetettiin avohakkuut, kuten myös uusien kasvien istutukset. Hirvien talviaikainen ravintoperusta huononi ja hirvet alkoivat syödä mäntytaimikkoja, minkä seurauksena taimikko joko tuhoutui tai harveni. Tutkimusten kuluessa määriteltiin hirvikannan optimitiheys ja eläimille alettiin järjestää myös lisäravintoa.

Viidumäen luonnonpuistossa ongelmallisiksi muodostuivat villisiat, joiden mieluuisin ravintoa ovat rauhoitetut kämmekekäkasvit, ennen kaikkea Dactylorhiza-, Orchis- ja Gymnadenia-sukuiset. Villisikojen tonkimisen seurauksena kasviyhdyskuntien rakenne tuhoutui ja kokonaisia kämmekekäpopulaatioita on hävinnyt. Rauhoitetuille yhteisöille ja kasvilajeille aiheutetun vahingon pienentämiseksi on villisikojen määrää vähennettävä ainakin puolella ja suojattava ne paikat, joilla kämmekekäkasveja runsaammin kasvaa.

Kolmannen laajan tutkimusalueen muodostavat meren saaret. Niitä on sekä Lahdenmaan kansallispuistossa että Matsalun luonnonpuistossa, mutta kaikkein eniten niitä on Vilsanin luonnonpuistossa, joka käsittää 104 erikokoista pikkusaarta. Tämä alue ulottuu pisimmälle avomerelle ja sille on ominaista maan nopea kohoaminen. Tästä syystä se on sopivin kohde kasviston ja kasvillisuuden alkuperän tutkimiseksi. Näillä saarilla työskenteli pitkään kasvitieteilijä H. Rebassoo, joka tutki erityisen tarkasti 57 saarta. Saaret on jaettu kasvillisuuskehityksen perusteella 6 ryhmään. Asutusta on nykyisin ainoastaan Vilsanin saarella. Rebassoo tutki aikoinaan Pohjois-Viron ja Matsalun luonnonpuiston kasvillisuuden ja meren saarten alkuperää.

Viron meri-ilmasto ja harva asutus ovat pääsyitä siihen, miksi Vilsannin saari on valittu ekologisen seurannan alueeksi. Sinne on tässä tarkoituksessa merkitty 2 linjaa ja 2 pysyvää koealaa, joiden koko on 50 x 50 m, toinen metsään ja toinen alvarille.

Lopuksi tulisi vielä kertoa Viidumäen luonnonpuiston pysyvillä koealoilla tehdyistä harvinaisten kasvilajien populaatioiden dynamiikan tutkimuksista. Siellä on tehty jatkuvia havaintoja vuodesta 1961. Vuosittaisten fenologisten havaintojen kohteina ovat seuraavat lajit: lähde-soilla Juncus subnodulosus, Rhinanthus osiliensis, Pinquicula alpina, Gymnadenia odoratissima; metsissä: Taxus baccata, Hedera helix, Oxytropis pilosa, Vicia cassubica; metsäniityillä: Sorbus rupicola, Hypericum montanum, Vicia lathyroides ja kämmekkäkasvit. Vuonna 1983 perustettiin uuden metodiikan mukaisesti 50 x 300 metrin kokoinen fenologinen linja ja tehtiin tarkka kasvikartoitus. Tämä toistuu 10 vuoden välein. Vuonna 1981 perustettiin pysyvät koealat 5 harvinaisen lajin biologian ja luonnollisen uudistumisen tutkimista varten. Näitä lajeja ovat: Cephalanthera longifolia, Hypericum montanum, Vicia lathyroides, Vicia cassubica ja Oxytropis pilosa.

Viron luonnonpuistoissa tapahtuvat kasvillisuusmuutokset voidaan jakaa viime kädessä seuraaviin ryhmiin:

- 1) luontaiset sukkessiot, jotka ilmenevät hyvin selvästi:
  - a) soitten mineraalisaarten soistumisessa;
  - b) meren saarten kasvillisuuden kehityksessä;
- 2) ns. puoliluontaiset sukkessiot ja vaihtelut, jotka liittyvät ihmisen ja eläinten välilliseen vaikutukseen;
  - a) luonnonpuistojen rajojen ulkopuolella tapahtuvan kuivatuksen vaikutus luonnonpuiston kasvillisuuteen;
  - b) hirvien ja villisikojen aiheuttamien vahinkojen vaikutus;
- 3) Tulee mainita myös ihmisten tallaamisen aiheuttamat muutokset. Viron kolmella luonnonpuistoella on tehty vaihtelu- ja mikrosukcessiotutkimuksia tallaamisen vaikutuksen selvittämiseksi. Näiden tutkimusten perusteella on ollut mahdollista määritellä luonnonpuistojen suurimmat sallitut vierailumäärät.

Tieteellisen merkityksen ohella tämänkaltaiset tutkimukset ovat pohjana suojelualueisiin kohdistuvan antropogeenisen vaikutuksen säännöstelylle tai poistamiselle.



## K I R J A L L I S U U S

- Masing V., Rebane H. 1987. Changes in Järvselja Primeval Forest during 30 years. The Plant Cover of the Estonian SSR. Flora, Vegetation and Ecology. Tallinna. S. 60-66.
- Rebassoo, H. 1975. Vilsandi Riikliku Looduskaitseala taimkattest. (Ref.: Plant Cover of the Vilsandi State Nature Reserve. Ref.: O rastitel'nom pokrove Vilsandiskogo gosudarstvennogo zapovednika). Eesti NSV riiklike looduskaitsealade teaduslikud tööd 2. Tallinna. S. 53-75.
- Reitalu, M. 1988. 25 aastat taimharulduste kaitsest Viidumäel. (Ref.: Twenty-five years of Protection of Rare Plants at Viidumäe. Ref.: 25 let ohrany redkih vidov rastenij v Viidumjaë). Taimeriigi kaitsest Eesti NSV-s. Tallinna. S. 37-43.
- Ruus, E. 1975. Metsa ja soo vahelise dünaamika uurimisest Nigula Riiklikul Looduskaitsealal. (Ref.: Study of the Dynamics between Mire and Forest in the Nigula State Nature Reserve. Ref.: Ob izučenii dinamiki meždu lesom i bolotom v Nigulaskom gosudarstvennom zapovednike). Eesti NSV riiklike looduskaitsealade teaduslikud tööd 2. Tallinna. S. 104-119.
- Örd, A. 1988. Lahemaa Rahvuspargi funktsionaalne tsoneering ja kaitsereziimi alused. (Ref.: Functional Zoning of Lahemaa National Park and the Basis of its Protection Policy. Ref.: Razdelenie territorii na funktsional'nye zony i osnovy ohrannogo režima Lahemaaskogo nacional'nogo parka.) Lahemaa uurimused 3. Tallinna. S. 5-15.
- Roosaluste E.J. 1985. Vlijanie osušeniya na rastitel'nost' ključevogo bolota Viidumjaëskogo zapovednika. (Ref.: Influence of Drainage on the Vegetation of Spring Fen in Viidumäe Nature Reserve.) Flora i rastitel'nost' ohranjaemyh territorij. Uč. zap. Tartuskogo GU, vyp. 662. Tartto. S. 54-59.
- Zobel M. 1985. Dinamika al'varnyh ékosistem v Estonii. (Ref.: Dynamics of Alvar Ecosystems in Estonia). Flora i rastitel'nost' ohranjaemyh territorij. Uč. zap. Tartuskogo GU, vyp. 662. Tartto. S. 72-94.
- Roosaluste E.J. 1988. Izmeneniya rastitel'nogo pokrova na territorijah Viidumjaëskogo i Nigulaskogo zapovednikov (Est. SSR). Avtoref. kand. b. nauk. Vilna. Käsikirjoitus.

## 7 LINNUSTO JA METSÄSUKESSIO

Pekka Helle ja Mikko Mönkkönen

### 1 A L U K S I

Linnuston runsaus ja rakenne metsänkierron eri vaiheissa on kiinnostanut tutkijoita jo kauan. Pääsyynä tähän on ollut se, että linnut monilajisena ja -muotoisena ryhmänä heijastavat tarkasti metsänkierron myötä kasvipeitteen rakenteessa tapahtuvia muutoksia. Aluksi tutkimus oli kuvailevaa, mutta myöhemmin se alkoi saada enemmän ongelmakeskeisyyttä ja teoreettista painoa; kysymykset käsitelivät yhteisörakennetta, lajien välistä kilpailua, yhteisöjen vakautta ja sukkessionopeutta, yksittäisten lajien habitaatinvalintaa ja myös energetiikkaa.

Pyrimme tässä selvityksessä luomaan lyhyen katsauksen metsän sukkession ja linnuston suhteeseen havumetsävyöhykkeen oloissa. Emme rajoitu yksistään Euraasiaan vaan muutamassa kysymyksessä käytämme vertailun vuoksi tietoja myös Pohjois-Amerikasta.

### 2 B O R E A A L I S E T M E T S Ä N S U K K E S S I O T

Ammoin luonnonkulot vaikuttivat voimakkaasti metsien ikäjakaumaan. Monilla tahoilla pohjoista havumetsävyöhykettä keskimääräinen kulovali on ollut noin 100 vuotta. Nykyään useilla alueilla, kuten Fennoskandiassa, metsäpalot voidaan tehokkaasti torjua, ja metsänsukcessiot käynnistyvät metsätaloudellisista hakkuista. Fennoskandian oloissa metsänkierron voidaan jakaa kuivien ja tuoreiden kankaiden sukkessioihin: kuivilla kasvupaikoilla mänty on valtapuu koko kierron ajan; tuoreilla kasvupaikoilla sukkession alkuvaihetta luonnehtivat lehtipuuvaltaiset yhteisöt, ja kliimaksvaiheen pääpuulaji on kuusi.

Merkittävin ero luonnontilaisessa ja metsänhoidollisessa metsänkierrossa on paitsi lahon ja palaneen puun runsaus edellisessä, se että metsänhoidossa tuoreilla mailla lehtivesaikosta pyritään pääsemään eroon tai ainakin mahdollisesti lyhentämään sen valta-aikaa.

### 3 L I N T U Y H T E I S Ö J E N P Ä Ä P I I R T E E T M E T S Ä N S U K K E S S I O S S A

Pesimälintutiheys yleensä kasvaa havumetsäsuksessiossa, mutta useinkaan huippua ei saavuteta aivan vanhimmassa vaiheessa. Tämä johtuu etupäässä puista ja pensaista ravintonsa hankkivien, hyönteisiä syövien lintujen tiheydestä. Perinteisesti on oletettu, että lintutiheys on suorassa suhteessa habitaatin tuottavuuteen, mutta eri

ikäisiä metsänvaiheita verrattaessa näin ei voida yksinkertaistaen väittää.

Samoin kuin lintutiheys myös lajidiiversiteetti (lajistomonipuolisuus) kasvaa sukkession myötä. Myöskään diversiteetin jatkuva kasvu ei ole ehdoton sääntö. Esimerkiksi Koillis-Suomessa lajidiiversiteetti saavuttaa korkeita arvoja aivan sukkession alussa. Tämä johtuu siitä, että varhaisia sukkessiovaiheita asuttavat useat suolinnut, erityisesti kahlaajat. Ehdottomimpia tietyn metsänsukkesiovaiheen vaatijoita ovat vanhan kliimaksvaiheen lajit, kuten viime vuosikymmeninä voimakkaasti taantuneet metso, kuukkeli, pohjantikka ja lapintiainen.

Perinteisesti otaksutaan, että myöhäiset sukkessiovaiheet olisivat ajallisesti vakaampia kuin varhaiset. Tämä on johdettu suoraan siitä, että sukkessio määritellään prosessiksi, jonka alussa muutokset ovat nopeita, ja se päättyy, kun muutoksia ei enää tapahdu tai ne ovat hyvin hitaita. Vakautta voidaan tarkastella esim. lintuyhteisö-rakenteen muutosnopeudella tutkittujen sukkessiovaiheiden välillä, mutta menetelmällisten vaikeuksien takia se ei ole helppoa. Toinen tapa tarkastella vakautta on tutkia vuosivaihtelun määrää esim. lintutiheydessä ja diversiteetissä eri sukkessiovaiheissa. Tuloksemme Pohjois-Suomesta eivät tue oletettua vakauden kasvua sukkession myötä.

#### 4 M I K Ä M E T S Ä N S U K K E S S I O S S A O N T Ä R - K E Ä T Ä L I N T U Y H T E I S Ö J E N K A N N A L T A ?

Monetkaan piirteet lintuyhteisöjen sukkessiossa eivät noudata samoja kaavoja Vanhan Mantereen ja Pohjois-Amerikan välillä. Toteamukset esim. tiheyden tai diversiteetin kasvusta sukkession myötä ovat karkeita yleistyksiä. Erittäin tärkeä ero Euroopan ja Pohjois-Amerikan eri osien välillä on trooppisten muuttolintujen suhde metsänsukkekseen. Pohjois-Amerikan itäosien lehtimetsissä ne suosivat voimakkaasti vanhoja, yhtenäisiä metsiä. Euroopassa pesivät trooppiset muuttajat suosivat metsänkierron alku- ja välivaiheita. Läntisessä Pohjois-Amerikassa niiden habitaattipreferenssi on monessa mielessä välimuotoista. Nämä erot selittävät myös muita yhteisöominaisuuksien eroja mannerten välillä, esim. erikoistumisen asteessa. Havumetsien lintuyhteisöt sukkession myötä ovat samankaltaisempia manto-reita vertaailtaessa kuin lehtimetsien yhteisöt. Euroopan sisällä ero havu- ja lehtimetsäsuukkessioiden lintuyhteisöjen välillä on pienempi kuin Pohjois-Amerikassa.

Tutkimukset lintuyhteisöjen suhteesta metsäsuukkessioon osoittavat, että ei ole turvallista yleistää tuloksia kovin laajalle maantieteelliselle alueelle. Lisäksi tärkeimmät asiat tutkittaessa sukkession ja linnuston välisiä suhteita ovat jossain muualla kuin sukkession itsensä käsitteessä. Kasvillisuuden sukkession ilmiöt koskevat kasveja; eläimet ja varsinkin pienikokoiset varpuslinnut liikkuvina ja suhteellisen lyhytikäisinä eliöinä reagoivat

aivan toisessa ajallis-avaruudellisessa mittakaavassa ympäristöönsä. Useimmille linnuille sukkessiovaiheet ovat vain joukko ulkoiselta olemukseltaan ja ekologisilta mahdollisuuksiltaan erilaisia habitaatteja.

## 5 M I T T A K A A V A N O N G E L M A T

Suojelun kannalta on ensiarvoisen tärkeää tiedostaa se maantieteellinen mittakaava, jonka puitteissa toimitaan. Hyvin paikallisesta näkökulmasta ongelmat ovat erilaiset kuin esim. kasvillisuusvyöhykkeen laajuudesta katsannosta. Koko havumetsävyöhykkeen puitteissa lintulajien säilyttäminen on enemmänkin riippuvaista siitä, millainen tulee olemaan metsiemme dynamiikka tulevaisuudessa. Tämä taas on pitkälti kiinni ihmisen metsätaloustoimenpiteiden luonteesta. Esimerkiksi suurikin erillinen suojelualue saattaa uhanalaisten lajien säilymisen kannalta olla merkitykseton, jos kaikki muu ympäröivä metsämaa on lajin kannalta kelvotonta habitaattia.

Luonnonsuojelun kannalta haluamme tuoda esille kaksi seikkaa. Ensinsikin, jos meillä on jossain tehoisan metsätalouden alueella jäljellä kappale vanhaa metsää, sitä ei saa uudistaa sillä "ekologisella" perusteella, että luomalla eri ikäisiä metsänvaiheita eliöstön monimuotoisuus kasvaa. Tietty määrä vanhaa metsää on luonnollisesti oltava, jotta voidaan turvata vanhan metsän lajien hyvinvointi. Toiseksi, meillä on ylimäärin eri sukkessiovaiheita metsänhoidollisista sukkessioista, mutta luonnonsuknessioista ei ole juuri näytteitä. Ainakin alueilla, missä metsän palontorjunnalla on pitkät perinteet eikä luonnonomukaisesti syntyneitä metsiköitä ole, luonnonsuojelualueilla pitäisi harkita tämän kaltaista metsien uudistamista. Näin pitkällä tähtäyksellä varmistettaisiin metsän luontainen dynamiikka myös suojelualueilla ja toisaalta tarjottaisiin tutkimukselle sen kaipaamia tärkeitä tutkimusalueita.

K I R J A L L I S U U S

- Adams, C.C. 1908: The ecological succession of birds. Auk 25: 109-153.
- Fox, J.F. 1983: Post-fire succession for small-mammal and bird communities. In: R.W. Wein & D.A. MacLean (eds.), The role of fire in northern circumpolarecosystems. John Wiley & Sons Ltd, New York.
- Helle, P. 1985: Effects of forest regeneration on the structure of bird communities in northern Finland. - Holarctic Ecology 8: 120-132.
- Helle, P. & Mönkkönen, M. 1989: Forest succession and bird communities: Theoretical aspects and practical implications. In: A. Keast (ed.), Biogeography and ecology of forest bird communities. Junk, The Hague.
- Mönkkönen, M. 1989: Why are area-sensitive tropical migrant passerines less prevalent in Europe than in North America? A review of ideas and the difference in the history of avifaunas. Am. Nat.
- Muller, Y. 1985: L'avifaune forestiere nicheus des Vosges du nord sa place dans le contexte Medio-European. Ph.D. Thesis, Univ. of Dijon.

## 8 OKAN LUONNONPUISTON LINTUKANNAN ANALYSOINTI PALONJÄLKEISEN SUKKESSION KYMMENVUOTISEN HAVAINTOJAKSON PERUSTEELLA

L.V. Kulešova

Tulipalot ovat nykypäiviin asti pysyneet pääasiallisena luonnollisena tekijänä metsävyöhykkeen luonnonsuojelualueilla tavattavien yhteisöjen pitkäaikaisten sukkessioiden synnylle. Palonjälkeiset sukkessiot voivat vaikuttaa oleellisesti ekosysteemien rakenteeseen sekä luonnonsuojelualueilla suojeltavien kasvi- ja eläinpopulaatioiden tilaan. Tämän vuoksi on tutkittava monipuolisesti niitä muutoksia, joita tapahtuu yhteisöjen eri komponenteissa tällaisten sukkessioiden aikana.

Materiaali ja menetelmät. Tässä esityksessä on yleistetty Okan luonnonpuistossa vuoden 1972 epätavallisen kuumana ja kuivana kesänä syttäneen tulipalon aiheuttamasta sukkessiosta tehtyjä suorita havaintoja. Tutkimuksen kohteena oli lehtisammalmännikön palosta kärsinyt lintuyhteisö. Havaintoja tehtiin kahdella 600 x 200 m:n suuruisella pysyvällä koealueella käyttämällä perinteistä absoluuttista lintujenlaskentamenetelmää (Palmgren, 1930; Sapošnikov, 1938). Toisella alueella esiintyi metsiä ja soita, joissa oli havaittavissa maa- ja latvatulen sekä turvepalon jälkiä, sekä kuloalaan rajoittuvia yhteisöjä; ja toisella alueella samoja kasviyhdyskuntia, joita tuli ei ollut vahingoittanut.

Seuraavassa tarkastellaan latva- ja maatulen seurauksena syntyneitä kuloalueita. Toisin kuin suometsien kuloalueella, missä tuli oli tuhonnut puuston heti ja minkä lintukannassa oli tapahtunut jyrkkiä muutoksia, metsäkuloalueella puuston tuho ulottui huomattavan pitkälle ajanjaksolle; myös lintukanta muuttui asteittain. Tarkastelemalla näitä muutoksia vuodesta 1973 vuoteen 1982 on mahdollista seurata metsäkuloalueella eläneiden lintuyhteisöjen sukkessiota kaikkiaan 10 ensimmäisenä palonjälkeisenä vuotena. Tarkastelumme kohteena oli myös kuloalueeseen rajoittuva 50 - 100 metrin levyinen männikkösareke, minkä lintukannassa myös havaittiin huomattavia alueellisia rakennemuutoksia. Kontrollialueella on tehty havaintoja vuodesta 1974 lähtien.

1 LEHTISAMMALMÄNNIKÖSSÄ KULO -  
 ALUEELLA JA PALOALUEEN ULKOPUO -  
 LELLA ESIINTYVIEN LINTUKANTOJEN  
 VERTAILUANALYYSI

Monivuotisten havainnointien tulokset ovat osoittaneet huomattavia eroja kuloalueen ja palolta säästyneen männikön lintukantojen välillä. Jacquard-Naumovin yhtäläisyysindeksit (Černov, 1975), jotka on laskettu kaikille lintukantavarianteille 10 vuoden ajalta, osoittavat, että eri alueiden laskentanäytteet eroavat toisistaan enemmän kuin samalle alueelle kuuluvat näytteet. \*) Suurin yhtäläisyys on palolta säästyneen männikön vuosittaisilla havainnointituloksilla (kuva 1). Tämän vuoksi on perusteltua ottaa "laskentapisteksi" kontrollialueelle tyypillisen lintuyhteisön keskiarvokäyrä, kun taas kuloalueen lintuyhteisön ollessa kyseessä keskiarvoja käytetään myöhemmin vain ehdollisesti. Vertailemme tarkasteltavia lintuyhteisöjä niiden tärkeimpien rakennetta kuvaavien lukujen pohjalta.

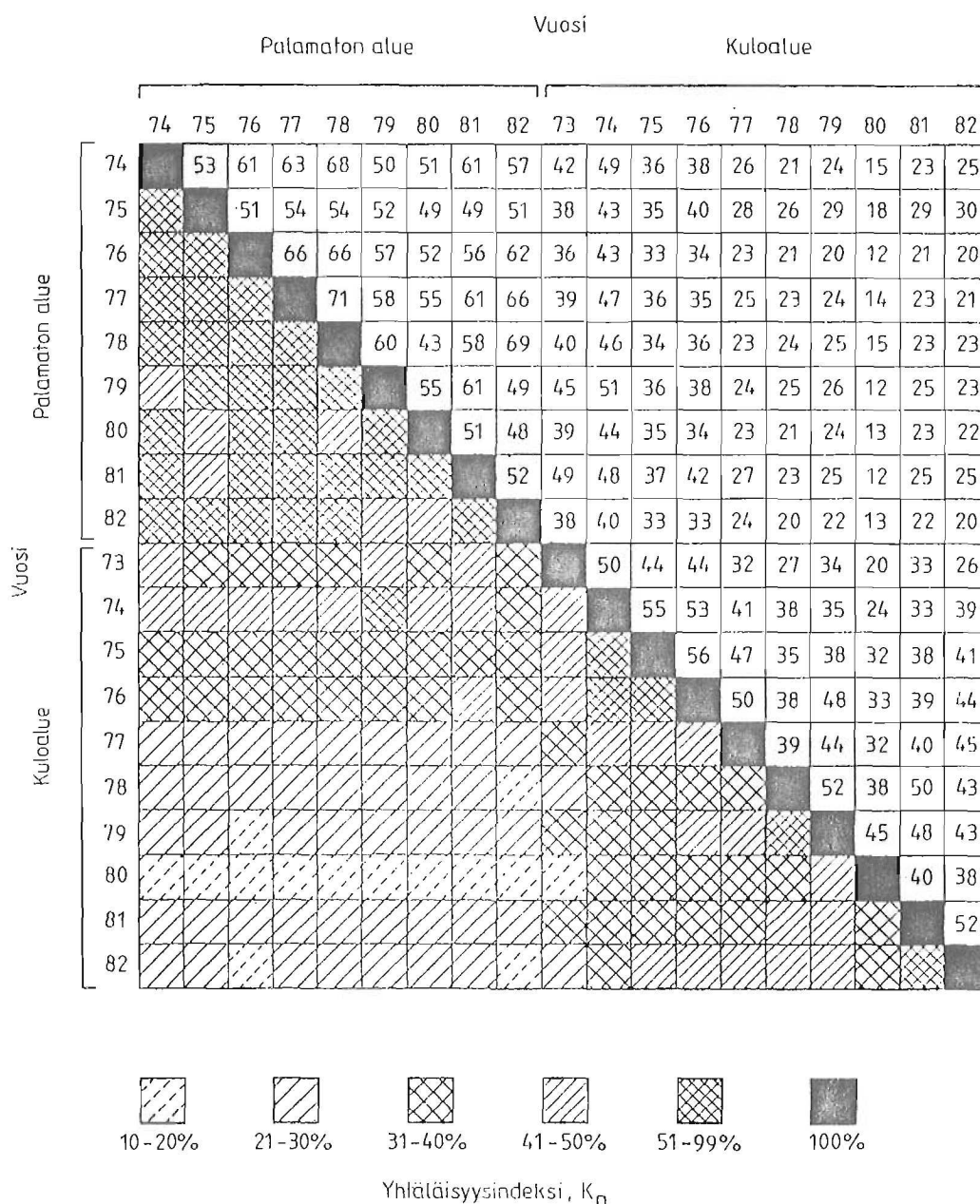
### 1.1 LAJIKOOSTUMUS

Lehtisammalmännikön alueella (kontrollialueella) pesivässä lintuyhteisössä oli vuosina 1974 - 1982 46 lajia; 10 hehtaarin alalle laskettuna niiden lukumäärä vaihteli välillä 28,3 - 46,7, keskimäärin se oli 39,6. Vastaavan kokoisella kuloalueella havaittiin 10 seuratun pesimäkauden aikana huomattavasti suurempi lajimäärä (60). Samalla niiden yhden pesimäkauden aikana havaittu lukumäärä vaihteli välillä 27,6 - 46,0 10 hehtaarin alueella, mikä on verrattain lähellä kontrollialueella todettua määrää; keskiarvo (35,7) osoittautui jopa pienemmäksi (kuva 2a). Tämä on todisteena kuloalueen lintujen lajikoostumuksen selvästi pienemmästä stabiiliudesta palolta säästyneeseen männiköön verrattuna. Lajiluetteloiden tarkastelusta todellakin seuraa, että paloalueella on enemmän satunnaisesti pesiviä lintuja ja vastaavasti vähemmän sellaisia lajeja, jotka muodostavat lintukannan suhteellisen stabiilin "ytimen" ja joiden pesintä havaittiin vähintään viitenä pesimäkautena kymmenestä. Satunnaisesti pesivät lajit ovat etupäässä ominaisia kuloalueelle ja yleensä vieraita alkuperäiselle yhdyskunnalle.

$$* K_n = \frac{\sum c_{\min} \cdot 100}{a + b - \sum c_{\min}} ; \quad \text{kahden verrattavan variantin yhtäläisyysindeksi, missä:}$$

c = kunkin lajin kahdesta runsausluvusta pienempi  
 a = yhden ryhmittymän kaikkien lajien kokonaismäärä  
 b = sama toiselle ryhmittymälle



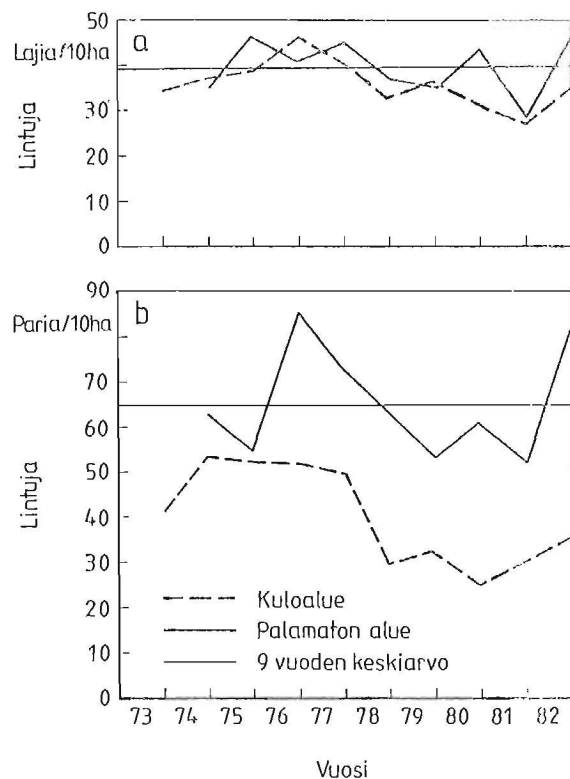


Kuva 1. Vuonna 1972 palaneen kuloalueen ja palamattoman lehtisammaltyypin männikön metsän linnuston vuotuisen vaihtelun yhtäläisyys ( $K_n$ ) Okan luonnonpuistossa.

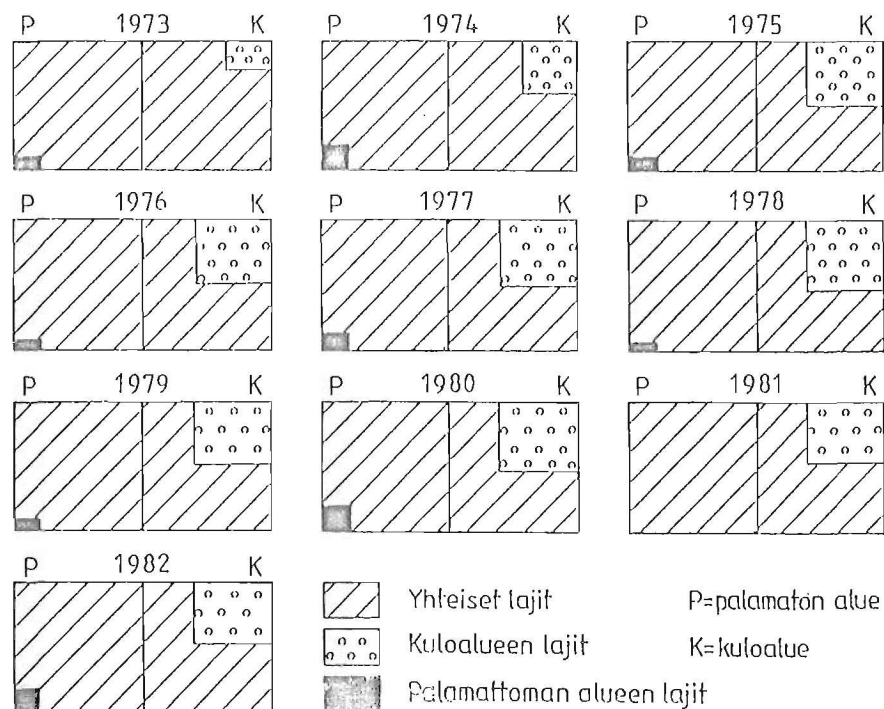
Alueella (yhteensä) rekisteröidyistä 70 lintulajista 25 havaittiin ainoastaan kuloalueella, ja vain palolta säästyneessä männikössä kaikkiaan 10 (taulukko 1). Kuloalueen lintuyhteisössä tällaisten (vain kuloalueella tavattavien) lajien määrä vaihteli vuosittain välillä 3 - 15, ja niiden osuus lintujen kokonaismäärästä oli 9,1 - 34,1 %. Kontrollialueella lajimäärä oli vastaavasti 0 - 5 ja niiden osuus 0 - 6,9 % (kuva 3).

Taulukko 1. Vakituksia pesimäaluetta käyttäneet lintulajit pesimäkausi 1973 - 1982.

Vain kontrollialueella havaitut	Vain kuloalueella havaitut	Sekä kontrolli- että kuloalueella havaitut	
Accipiter gentilis	Buteo buteo	Tetrao urogallus	Turdus iliacus
Tetrastes bonasia	Aquila clanga	Tringa ochropus	Turdus philomelos
Columba palumbus	Falco peregrinus	Scolopax rusticola	Turdus viscivorus
Corvus corax	Falco vespertinus	Streptopelia turtur	Aegithalos caudatus
Sylvia atricapilla	Actitis hypoleucos	Cuculus canorus	Parus montanus
Regulus regulus	Columba oenas	Jynx torquilla	Parus cristatus
Ficedula parva	Strix aluco	Dryocopus martius	Parus major
Parus ater	Caprimulgus europaeus	Dendrocopos major	Sitta europaea
Parus caeruleus	Coracias garrulus	Dendrocopos minor	Certhia familiaris
Loxia pytyopsittacus	Upupa epops	Lullula arborea	Fringilla coelebs
	Picoides tridactylus	Anthus trivialis	Carpodacus erythrinus
	Motacilla alba	Oriolus oriolus	
	Lanius collurio	Garrulus glandarius	
	Lanius excubitor	Hippolais icterina	
	Sturnus vulgaris	Sylvia communis	
	Corvus cornix	Phylloscopus trochilus	
	Sylvia nisoria	Phylloscopus collybita	
	Sylvia borin	Phylloscopus sibilatrix	
	Ficedula albicollis	Phylloscopus trochiloides	
	Saxicola rubetra	Ficedula hypoleuca	
	Luscinia luscinia	Muscicapa striata	
	Turdus pilaris	Phoenicurus phoenicurus	
	Chloris chloris	Erithacus rubecula	
	Emberiza citrinella	Turdus merula	
	Emberiza hortulana		



Kuva 2. Linnuston lajimäärän (a) ja yksilömäärän (b) vuotuiset muutokset kulosuknessioalueella ja palamattomalla lehtisammaltyyppin männikön alueella. Vaaka- viiva kuvaa 9 vuoden keskiarvoa.



Kuva 3. Kulosuknessioalan ja palamattoman lehtisammaltyyppin männikön lajien ja molempien elinympäristöjen yhteisten lajien välinen suhde.

## 1.2 LINTUJEN RUNSAUS

Kontrollialueella lintujen kokonaistiheys vaihteli vuosittain välillä 52,4 - 85,9, keskimäärin se oli 65,6 paria/10 ha; kuloalueella keskiarvo oli 40,5 ja vaihtelualue 25,2 - 54,4 (kuva 2b). On tärkeätä todeta, että palon seurauksena yhdyskunnassa dominoivien lajien runsausluvut pienenevät. Kontrollialueella (jonkin lajin suhteen) vuosittain havaittujen tiheyksien maksimiarvot muodostavat 9 vuoden ajanjaksolla seuraavan sarjan: 14,3; 7,2; 15,2; 14,2; 14,5; 11,5; 11,5; 11,2; 17,7 paria/10 ha (keskimäärin 13,0). Kuloalueella vastaava sarja on seuraava: 10,6; 12,2; 8,4; 7,2; 8,3; 3,8; 4,8; 4,4; 5,1; 5,2 paria/10 ha (keskimäärin 7,0). Myös eri lajien lukumäärien välinen suhde muuttui keskiarvojen mukaan arvioituna. Kontrollialueella männikön lintuyhteisössä 4 lajia saavuttaa arvon  $\geq 10$  % koko lintukannan lajistosta, kun kuloalueella tämä luku on vain 2. Tämän lainmukaisuuden vahvistaa myös lintukannan kaikkien vuosivarianttien analysointi (taulukko 2).

Taulukko 2. Lintuyhteisön dominanttien lukumäärässä tapahtuneet muutokset.

Niiden lajien määrä, joiden osuus oli $\geq 10$ % lintujen kokonaismäärästä	Lintukannan tarkasteltujen (vuosi-)varianttien lukumäärä	
	Kontrollialue	Kuloalue
1	1	5
2	4	3
3	3	2
4	1	-
Yhteensä	9	10

## 1.3 RYHMITTYMIEN STABIILIUS

Yhdyskuntien tärkeänä ominaispiirteenä on lajipopulaatioiden stabiilius. Sen arvioimiseen on käytetty runsauden variaatiokerrointa. Kun analysoitiin tarkasteltavien lintuyhteisöjen koko lajistoa tältä kannalta, havaittiin huomattavia eroavuuksia. Kontrollialueen lintukannan lajistosta viidenneksen muodostivat linnut, joiden runsaus vaihteli vähäisessä määrin (variaatiokerroin  $< 25$  % ja  $25 - 50$  %). Kuloalueen lintukannan sukkessiosarjassa ei ole lainkaan lajeja, joiden runsauden variaatiokerroin on

< 25 %. Lajit, joilla tämä kerroin on 25 - 50 % , muodostavat vain 4 % kaikista rekisteröidyistä lajeista. Vähän suurempi on niiden lajien osuus, jotka muodostavat yhteisön dynaamisimman osan. Näiden variaatiokerroin on yli 100 %. Kuloalueen koko lintukannan stabiilius on 1,3 kertaa pienempi.

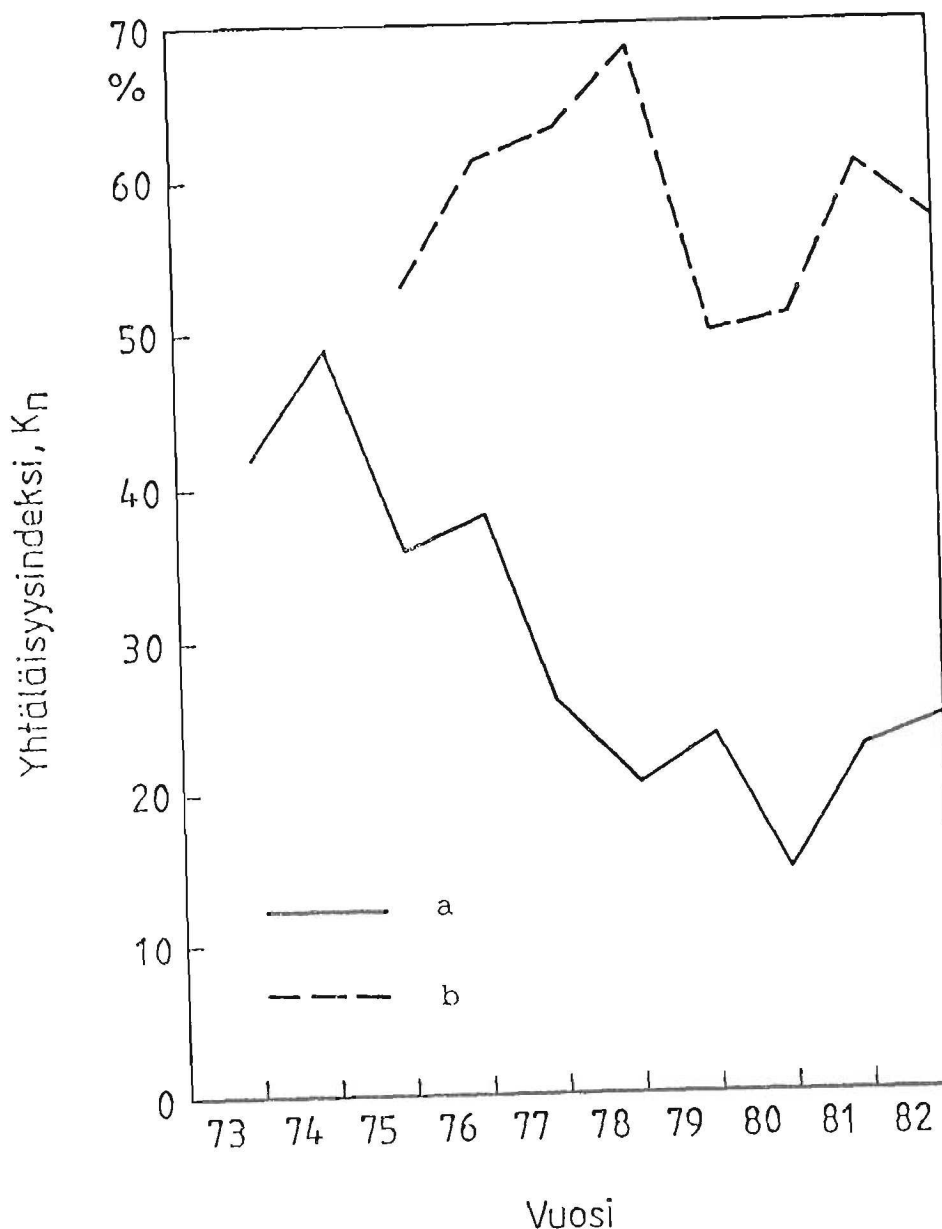
#### 1.4 VUOTUISTEN MUUTOSTEN LUONNE

Lintukannassa vuosittain tapahtuneiden muutosten arvioimiseksi käytettiin yhteisön keskiarvokäyrää, joka saatiin kontrollialueella 9 vuoden aikana tehtyjen havaintomateriaalien pohjalta. Kuloalueen sukkession suhteen sitä voidaan pitää koko seuratun sarjan lähtöpisteenä. Tälle keskiarvokäyrälle sijoittuvien eri vuosien lintukantavarianttien yhtäläisyysindeksien pohjalta piirrettiin käyrä, joka kuvaa kuloalueen lintuyhteisöjen muutoksia koko havaintojakson aikana. Käyrä osoittaa erojen kasvavan ensimmäisistä palon jälkeisistä vuosista lähtien havaintoajan loppuun asti - yhtäläisyysindeksi pienenee vastavasti tasolta 47 - 54 % tasolle 17 - 25 % (kuva 4a). Tämä suuntaus on selvästi havaittavissa myös lajien lukumäärän ja varsinkin yksilöiden lukumäärän vuosittaisessa yleisvertailussa (kuva 2a, 2b); tässä tapauksessa lintukannan tiheysarvo ikäänkuin summaa kaikkien lintulajien populaatioiden tilan.

Kontrollialueella vuosittain tapahtuneita muutoksia arvioitiin eri vuosien lintukantavarianttien yhtäläisyysindeksin pohjalta ensimmäiseen seurantavuoteen (1974) verrattuna. Palolta säästyneen männikön käyrät kuvaavat lintukannan yhtäläisyysindeksin vaihteluja alueella 50 - 68 %, kun minimiarvojen väli on 5 vuotta (kuva 4b).

#### 2 P A L O N J Ä L K E I N E N S U K K E S S I O P R O S E S S I E R I L A J I E N P O P U L A A T I O I D E N T A S O L - L A

Eri lintulajien populaatioiden reaktio palon jälkeisiin ympäristömuutoksiin ilmenee niiden lukumäärän muutoksena. Muutoksia ja mahdollisia erikoispiirteitä on seurattu kaikilla 70 lajilla. Samalla ilmenee tiettyä yhtäläisyyttä ennen kaikkea kannan runsauden vuosittaisessa nousussa tai laskussa. Tällä tavalla on mahdollista erottaa joitakin variantteja kuloalueen lintujen lukumäärässä tapahtuvassa muutosprosessissa. Tämän periaatteen mukaisena lajien ryhmittelykriteerinä on käytetty koko havaintosarjan lukumäärämuutosten korrelaatiokerrointa (alle 50 %:n arvoja ei otettu huomioon). Kaikkien johonkin varianttiin luettavien lajien kokonaismäärän perusteella piirretyt käyrät kuvaavat yleistetyssä muodossa niitä pääsuuntauksia, jotka määräävät vuosittain koko lintuyhteisön rakenteen. Kunkin variantin kohdalla voidaan mainita yksi "päälaji", jonka määrälliset muutokset vastaavat parhaiten keskivertokuvaa.



Kuva 4. Kulosukcessioalan (a) ja palamattoman lehtisammaltyypin männikön (b) linnuston yhtäläisyysrakenteen (Kn) keskiarvojen muutokset 9 vuoden aikana.

## 2.1 KONTROLLIALUE

Kontrollialueelta saatujen tietojen avulla pystytään lukumäärän pitkäaikaisen dynamiikan ilmenemismuodoista erottamaan, miten linnut reagoivat palon seurauksiin. Tässä seurattujen muutosten perusteella erottuu 7 varianttia, joiden "päälajeja" ovat: *F. coelebs*, *Ph. phoenicurus*, *P. major*, *D. major*, *S. turtur*, *E. rubecula*. Tähän varianttiin kuuluvat erilaisia ekologisia olosuhteita suosivat linnut, jotka eivät muodosta yhteisöihin luonnollisia yhteenliittymiä. Käyrien vertailu osoittaa, että kontrollialueen lintukanta muodostuu vuosittain erisuuntaisten ja erisuuruisten muutosten tuloksena. Siten voidaan

variantteihin 1 ja 4 lukeutuvien lintujen kohdalla puhua läheisestä dynaamisesta kehityksestä; samalla on variantin 2 käyrä pääpiirteissään niille vastakkainen. Erot tai yhtäläisyydet eri ajanjaksoilla ovat tyypillisiä myös muille dynaamisille käyriille. Tulee kiinnittää huomiota siihen, että kontrollialueella ei onnistuttu yhdessäkään tapauksessa seuraamaan selvästi suuntautunutta lukumäärän muuttumista.

## 2.2 KULOALUE

Kontrollialueesta poiketen kuloalueella lintujen määrällä oli valtaosassa tapauksista taipumus lisääntyä tai vähentyä. Lisäksi muutokset ilmenivät eri tavoin: alkaen nollatason ylittämisestä (lajin häviäminen kuloalueelta tai sinne ilmestyminen) aina lintujen runsaudessa heikosti havaittaviin muutoksiin asti.

Linnuilla erotettiin 10 erilaista tapaa reagoida palon seurauksiin. 50 %:ssa tapauksista ne reagoivat negatiivisesti ja 50 %:ssa positiivisesti. Niiden käsittely- ja numerointijärjestys diagrammilla heijastaa lintujen ilmenemisjärjestystä runsauden laskuajan ja vastaavasti kasvuajan suhteen. Voidaan nimetä järjestyksessä lajit, jotka ilmentävät kokonaisten linturyhmien "käyttäytymistä" palon jälkeisen sukkession aikana: R. regulus, P. major, F. coelebs, A. trivialis, T. merula sekä O. oriolus, P. tridactylus, J. torquilla, L. collurio, S. nisoria. Kokonaisten lintulajiston koostumuksen tarkasteleminen tiettyjen dynaamisten varianttien perusteella ja sitä taustaa vasten, miten ne olivat sijoittuneet Okan luonnonpuiston kasvupaikkasarjassa, mahdollisesti seuraavan lainalaisuuden toteamisen. Muodollisilta näyttävien tunto-merkkien mukaan ryhmiteltyt lajit osoittautuivat olevan enemmän tai vähemmän luonnollisia yhteenliittymiä. Paikallisissa olosuhteissa niitä luonnehtivat samantyyppiset biotoopit ja usein myös niiden suosimat kasvillisuuskerrokset.

### 2.2.1 P a l o n j ä l k e e n v ä h e n t y n e e t j a h ä v i n n e e t v a r i a n t t i t

Ensimmäiseen varianttiin on luettu linnut, joiden havaittiin pesivän kontrollialueella, mutta joita ei nähty kertaakaan kuloalueella (ks. taulukko 1). Niiden joukossa ovat vallitsevina ne suhteellisen harvalukuiset linnut, jotka luonnonsuojelualueella suosivat asuinpaikkoina kuusi-mänty-koivu- ja kuusi-haapa-koivu-metsiköitä sekä osittain leppää kasvavia metsiköitä ja lajit, jotka ruokailevat pääasiassa puiden latvuksissa. Näitä ovat ennen kaikkea R. regulus, P. ater, L. pytyopsittacus, F. parva, S. atricapilla.



Lintujen toista reagointivarianttia luonnehtii määrän jyrkkä lasku ensimmäisestä palon jälkeisestä vuodesta toiseen vuoteen asti ja melko tasainen lasku seuraavien vuosien aikana. Tällainen dynaaminen kehitys on ominaista linnuille P. montanus, P. major, D. major, Ph. collybita, T. viscivorus, Ph. trochiloides, A. caudatus<sup>\*)</sup>, jotka pesivät lähinnä puun latvuksissa. Koko Okan luonnonpuistossa ne suosivat sulkeutuneita koivumetsiä ja mänty-koivumetsiä, joissa kasvaa myös kuusta, haapaa ja jaloja lehtipuita, mutta tulvamaiden harvoissa tammimetsissä ne ovat harvinaisia tai niitä ei tavata lainkaan.

Kolmannelle muutosvariantille on ominaista ensimmäisestä palon jälkeisestä vuodesta toiseen vuoteen asti kestävä nousuvaihe, jonka jälkeen seuraa 6-vuotinen selvä laskuvaihe. Tämän jälkeen alkaa jälleen noususuuntaus. Ne kuloalueen lajit, joilla on tällainen dynaaminen kehitys (F. coelebs, F. hypoleuca, Ph. sibilatrix, Ph. trochilus, G. glandarius), käyttävät koko luonnonpuiston alueella laajalti häiriytymättömiä ja verrattain vähän häiriytyneitä metsiä. Siitä huolimatta voidaan sanoa, että ne suosivat selvästi havupuita ja jaloja lehtipuita kasvavia metsiköitä, koivumetsiköitä sekä jaloja lehtipuita kasvavia metsiköitä, joissa on latvusaukkoja. Vallitsevina ovat metsäyhteisön latvuksen alapuoliset lajit. Tähän voidaan liittää niiden myönteinen reaktio puuston ensimmäiseen tuhoutumisvaiheeseen, joka havaittiin v. 1974.

Lajit, joilla havaittiin määrän nousua vuodesta 1973 vuosiin 1974...1975, sen jälkeen laskua vuoteen 1978 asti ja sittemmin vähäisiä muutoksia, on luettu dynaamisen kehityksen neljänteen varianttiin. Näitä ovat A. trivialis, M. striata, Ph. phoenicurus, S. turtur, P. cristatus. Kun tarkastellaan niiden sijoittumista koko luonnonpuiston alueella, havaitaan selvästi, että ne suosivat harvapuisia mäntykankaita ja Oka-joen tulvamaan tammimetsiä. Yhteisömuodoltaan luetellut lajit ovat "metsälatvuksen alapuolisia lajeja" tai harvojen metsien ja metsänreunojen asukkaita. Vastaavasti voidaan pitää lainalaisena sitä, että niiden lukumäärä lisääntyy jonkin verran ensimmäisinä palon jälkeisinä vuosina, jolloin puuston harveneminen oli jo havaittavissa, mutta ei ollut vielä edennyt liian pitkälle.

\*)

Tässä ja tästä eteenpäin lajiluettelo annetaan määrällisesti laskevassa järjestyksessä (keskimäärin 10 vuoden aikana)

Viidennen variantin kaavion mukaan määrällisesti ovat muuttuneet: S. europaea, T. merula, T. ochropus, T. philomelos, E. rubecula, T. urogallus, S. rusticola. Tämän linturyhmän muodostavat lajit, jotka suosivat havupuita ja jaloja lehtipuita kasvavia sekametsiä sekä jaloja lehtipuita kasvavia metsiä; niiden joukossa ovat selvästi valalla aluskasvillisuuskerroksiin liittyvät lajit. Runsauden kokonaislasku ei ole niin jyrkkää kuin edellä tarkastelluilla varianteilla. Lueteltujen lajien valtaosan kannalta jo seuranta-ajan ensimmäisellä puoliskolla kasautuneet kaatuneet puut ja sen lopulla syntyneet luonnontaimikot ovat tasoittaneet palon negatiivisia vaikutuksia.

## 2.2.2 Palon jälkeen lisääntyneet variantit

Kuudennen variantin erikoispiirteitä ovat: runsauden kasvu viiden ensimmäisen vuoden aikana kuloalueen syntymisestä, minkä jälkeen tapahtuu populaation pieneneminen tai vakiintuminen. Tämän mallin mukaan määrällisiä muutoksia oli seuraavilla lajeilla: O. oriolus, C. canorus, H. icterina, D. martius, C. familiaris, D. minor. Analysoitaessa niiden sijaintia luonnonpuiston koko alueella todettiin, että monimuotoisia metsiä asuttaessaan ne kuitenkin selvästi suosivat valoisa lehtimetsiköitä, ennen kaikkea tulvamaan tammimetsiä ja metsäaukeamien harvoja lepikkoja. Näille metsälinnuille, jotka ovat ekologiselta tyypiltään puiden latvuksessa ja rungolla eläviä lintuja, osoittautui kuloalue suotuisaksi toisaalta latvuserroksen harvenemisen ja toisaalta kuolevien puiden lisääntymisen vuoksi, joissa on runsaasti hyönteisravintoa.

Kuloalueen seitsemännelle määrämuutosvariantille on luonteenomaista sen kasvu ensimmäisten vuosien aikana ja sitä seuraava jyrkkä lasku, minkä lisäksi viidennestä palon jälkeisestä vuodesta lähtien tämän ryhmän linnut ylipäänsä karttoivat palanutta aluetta. Tällä tavalla reagoivat palon seurauksiin pääasiassa männiköille vieraat lajit. Kahdeksasta lajista kahta (P. tridactylus, F. albicollis) ei havaittu ollenkaan kuloalueen ulkopuolella, ja muut (T. pilaris, S. vulgaris, M. alba, S. borin, B. buteo, C. cornix) suosivat yleensä tulvamaan harvapuusia metsiköitä, pensaikkoja sekä jokimatalikkoja.

Kahdeksanteen dynaamiseen varianttiin liitetyt lajit ilmestyivät kuloalueelle vasta neljäntenä vuonna palon jälkeen, jolloin puusto oli jo huomattavasti harventunut. Nämä olivat lintuja, jotka asustavat tulvamaiden tammimetsiköiden harveikoilla ja aukkopaikoilla sekä tulvanii-tyillä, joilla kasvaa puu- ja pensaikkoryhmiä. Niihin lukeutuvat L. arborea, C. europaeus, J. torquilla, U. epops, A. hypoleucos, E. hortulana, C. oenas, L. excubitor.

Seuraavalle (9.) kuloalueen lintumäärän kehitysvariantille on luonteenomaista määrän kasvu viiden ensimmäisen vuoden aikana. Kasvun huippu osui vuodelle 1977 ja alkoi vakiintua sen jälkeen. Tämä oli havaittavissa toisaalta metsälinnuilla, joita saatettiin tavata yksittäisinä tapauksina

männiköissä, ja taajempaan muiden elinpaikkojen rajalla (T. iliacus, Ch. chloris), ja toisaalta linnuilla, jotka liittyvät vanhalle männiköille täysin vieraisiin tiheikköihin (L. collurio, E. citrinella, S. communis, F. peregrinus, A. clanga). Ensiksi mainittujen optimaalinen asuinpaikka luonnonpuiston alueella liittyy leppämetsiin ja matalan tulvamaan muuhun puukasvillisuuteen; ja viimeksimainittujen tulvamailla vuorotteleviin tiheikköihin ja niittyihin.

Kymmenes dynaaminen variantti yhdistää linnut, jotka ilmaantuivat kuloalueelle vasta neljäntenä tai viidentenä vuotena palon jälkeen ja joiden lukumäärä kasvoi seuraavien vuosien kuluessa. Näitä ovat: S. nisoria, C. erythrinus, L. luscinia, S. rubetra, C. garrulus, S. aluco. Ne ovat kaikki, viimeistä lajia lukuunottamatta, yleensä ottaen vieraita metsille ja Okan luonnonpuistossa niiden esiintyminen rajoittuu tulvaniittyihin ja pensastiheikköihin.

---

Heti ensimmäisestä palon jälkeisestä vuodesta lähtien lintukannan sukkessioon vaikuttavina tekijöinä ovat olleet eriluonteiset muutokset: uusien lajien ilmaantuminen sekä siellä aiemmin eläneiden lajien runsauden kasvu tai päinvastoin niiden häviäminen ja väheneminen. Lisäksi samat lajit eivät ajan mittaan reagoineet samalla tavalla palon seurauksiin. Tästä seurasi, että kunkin vuoden erotti muista erityinen sukkessiovaihteluihin liittyvä linturyhmä.

Palon jälkeisiin elinympäristön muutoksiin reagoivat herkimmin puiden latvuksissa elävät metsälintulajit. Tämä koskee hieman vähäisemmässä määrin puunrungoilla ruokailevia lintuja. Maan lähikerroksessa elävät linnut reagoivat heikosti niihin verrattuna. Siten voidaan metsäyhteisön pystyleikkausta tarkasteltaessa sanoa, että tämäntyyppisistä häiriöiden yhteydessä sen alaosa on vakaampi ja yläosa varsin dynaaminen.

Sulkeutuneiden metsien linnuilla ilmeni kuloalueen karttelua jo ensimmäisistä palon jälkeisistä vuosista lähtien, kun taas harvojen männiköiden ja tammimetsien lajeilla tämä tapahtui huomattavasti myöhemmin. Ensimmäisinä vuosina linnut alkoivat asettua kuloalueelle valoisiin tulvanalaisiin metsiin ja myöhemmin jokitulvamaalla oleviin metsättömiin elinpaikkoihin. Tutkitun alueen lintujen palon jälkeinen sukkessio oli siis seurausta Okan luonnonpuiston koko luontokompleksijärjestelmän lintukantojen alueellisesta uudelleenjakautumisesta.

Hyvin paloalttiiksi luettaville luonnonsuojelualueille tällaiset lintukannan alueellisessa rakenteessa sysäyksittäin tapahtuvat muutokset ovat lainmukaisia. Ne voivat johtaa paikallista eläimistöä tilapäisesti rikastuttavien uusien lajien ilmaantumiseen. Okan luonnonpuistossa tällaisiksi lajeiksi osoittautuivat Picoides tridactylus ja Ficedula albicollis. Ensiksi mainitulle lajille tutkimusta kuloalueesta tuli sen levinneisyysalueen etelärajalla sijaitseva ja viimeksi mainitulle sen levinneisyyden pohjoisrajalla sijaitseva uusi pesimäpaikka.

#### K I R J A L L I S U U S

- Černov J.I. 1975. Osnovnye sinékologičeskie harakteristiki počvennyh bespozvonočnyh i metody ih analiza. Metody počveno-zool. issledov. (Maaperän selkärangattomien synekologiset perusominaisuudet ja niiden analysointimenetelmät. Maaperä-eläintieteelliset tutkimukset). Moskova.
- Palmgren P. 1930. Quantative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands mit besonderer Berücksichtigung Ålands. Acta zool. Fennica 7: 1-218.
- Šapošnikov F.D. 1938. Opyt količestvennogo učeta ornitofauny v lesnom zakasnike Pustynskoj biologičeskoj stancii GGU. Uč. zap. Gor'kovskogo un-ta. (Gorkin yliopiston Pustynskajan biologisen aseman kokemukset rauhoitusmetsän linnuston määrälaskennasta. Gorkin yliopiston luentosarja, 8).

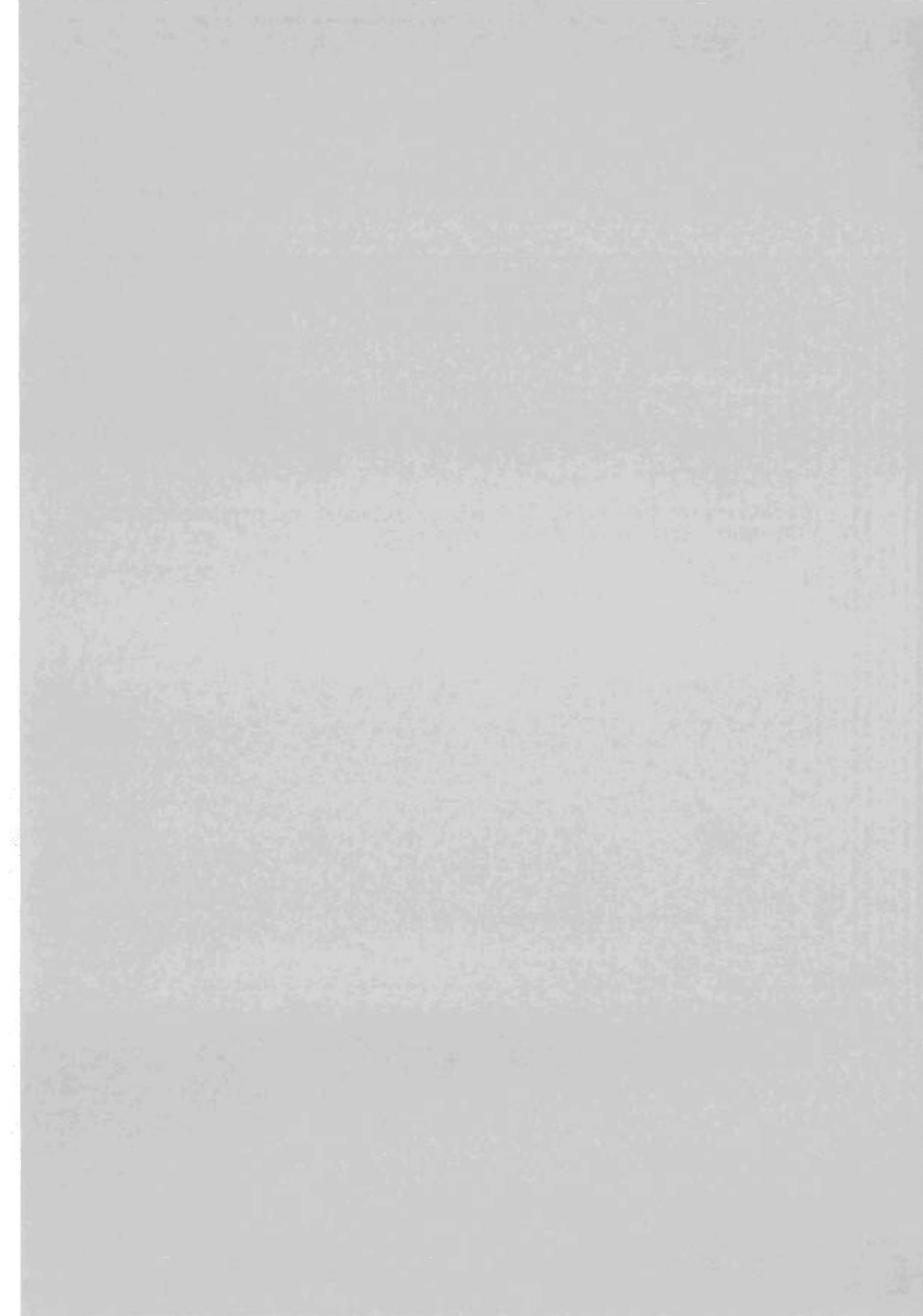
## KIRJOITTAJIEN OSOITTEET

- Filimonova, L. V. SNTL:n Tiedeakatemian Karjalan haaraosasto,  
Pushkinskaya str. 11,  
185610 Petroskoi
- Haapanen, A. Ympäristöministeriö,  
luonnonsuojelutoimisto,  
PL 399  
00121 Helsinki
- Helle, P. Riista-ja kalatalouden tutkimuslaitos,  
riistantutkimusosasto,  
Meltauksen riistantutkimusasema,  
97340 Meltaus
- Kukk, U. Viron metsäntutkimuslaitos,  
202400 Tartu
- Kuleshova, L. Luonnonsuojelun ja suojelualueiden  
yleisliittolainen tutkimuslaitos  
Goskompiroda SSSR,  
Znamenskie sadki,  
113628 Moskova
- Kuznetsov, O. L. SNTL:n Tiedeakatemian Karjalan haaraosasto,  
Pushkinskaya str. 11,  
185610 Petroskoi
- Lindholm, T. Vesi-ja ympäristöhallitus,  
luonnonsuojelututkimusyksikkö,  
PL 250,  
00101 Helsinki
- Maksimov, A. I. SNTL:n Tiedeakatemian Karjalan haaraosasto,  
Pushkinskaya str. 11,  
185610 Petroskoi
- Mönkkönen, M. Eläintieteen laitos,  
Oulun yliopisto,  
90570 Oulu
- Nuhimovskaja, J. Riistatalouden ja suojelualueiden  
keskustutkimuslaboratorio Glavohota  
RSFSR (VSENT:n metsästyshallinto),  
Losinoostrovskaja cesnaja dacha kvartal 18,  
129347 Moskova
- Ruuhijärvi, R. Ekologian laboratorio,  
Fabianink. 24,  
00100 Helsinki
- Väisänen, R. Vesi-ja ympäristöhallitus,  
luonnonsuojelututkimusyksikkö,  
PL 250,  
00101 Helsinki



РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ В ОБЛАСТИ СУКЦЕССИИ НА ОХРАНЯЕМЫХ  
ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ ФИНЛЯНДИИ И СССР





## СОДЕРЖАНИЕ

	РУУХИЯРВИ, Р. Предисловие .....	81
1	ХААПАНЕН, А. Сукцессии как призыв к охране природы .....	82
2	НУХИМОВСКАЯ, Ю.Д. Изучение естественных и антропогенных сукцессий в заповед- никах северо-запада Европейской части РСФСР.....	86
3	ЛИНДХОЛМ, Т. Точки зрения по классификации естественных и находящихся в хозяйственном пользовании лесов .....	96
4	КУЗНЕЦОВ, О.Л., ФИЛИМОНОВА, Л.В., МАКСИМОВ, А.И. Основные сукцессии лесов и болот территории заповедника "Кивач" в голоцене .....	109
5	ВЯЙСЯНЕН, Р. Охрана и сукцессия видового состава лесов .....	117
6	КУКК, Ю. Исследование динамики растительного покрова в заповедниках Эстонской ССР .....	124
7	ХЕЛЛЕ, П. и МЁНККЁНЕН, М. Птицы и сукцессия леса .....	129
8	КУЛЕШОВА, Л.В. Анализ десятилетнего цикла наблюдений за послепожарной сукцессией населения птиц в Окском заповеднике .....	133

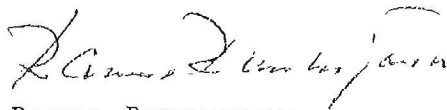


## ПРЕДИСЛОВИЕ

Сотрудничество между Финляндией и Советским Союзом в области охраны природы началось неофициально в начале 1970-ых годов. Первое налаживание контактов с финской стороны касалось охраны северного дикого оленя на территории Костамукши.

В конце 1970-ых годов сотрудничество было устроено под Финляндско-советским комитетом по научно-техническому сотрудничеству. В то время сотрудничество велось секторами охраны природы при Министерствах сельского хозяйства обеих стран. Основными объектами сотрудничества были вопросы по охраняемым природным территориям и находящимся под угрозой исчезновения видам.

Сотрудничество активизировалось в 1985 г., когда между Финляндией и Советским Союзом было заключено соглашение по сотрудничеству в области охраны окружающей среды. Сторонами соглашения были Министерства окружающей среды обеих стран. Рабочая группа по охране природы - одна из шести рабочих групп созданной тогда смешанной комиссии. В течение последних лет центральными объектами сотрудничества стали вопросы по охране территорий, примыкающих к нашей общей границе, сотрудничество со странами Прибалтики, в особенности с Эстонией, с Карельской АССР и в последние времена с Мурманской областью. Заповедник "Дружба" является значительным достижением сотрудничества. Его положение в законодательстве обеих стран утверждено в 1990 г. и в настоящее время разворачивается сотрудничество в области исследований. Наша цель - расширить сотрудничество в области охраны природы и придать ему и спонтанные формы так, что персонал исследовательских секторов и охраняемых природных территорий может принимать прямое участие в сотрудничестве помимо согласованного плана мероприятий. Симпозиум, рассматривающий результаты этих исследований по вопросам сукцессии является примером нашего исследовательского сотрудничества в области охраны природы.



Рауно Руухиярви  
Сопредседатель рабочей группы по охране природы  
от финской стороны

## 1 СУКЦЕССИИ КАК ПРИЗЫВ К ОХРАНЕ ПРИРОДЫ

Антти Хаапанен

Мировая стратегия охраны природы от 1980 г. определяет экологические задачи использования природы и природных ресурсов. Значительная часть этих задач, как например принцип постоянной эксплуатации, должна быть осуществлена в связи с освоением природных ресурсов и уходом за ними. В нормальном правлении особой задачей охраны природы станут в основном меры, направленные на сохранение многообразия природы.

В течение этого века охрана живой природы искала свое русло. В первой половине этого века подчеркивали важность охраны особенностей природы, включая находящиеся под угрозой исчезновения виды, которые, однако, в большинстве случаев находились под угрозой чрезмерных ловли или отстрела.

### Биогеографический исходный пункт

Геоботаника дала хорошую научную основу для теории охраны природы уже в течение многих десятилетий. Пионеры в области охраны природы в Финляндии, как например: профессор Каарло Линкола, профессор Вильо Куяла, профессор Ниило Сэюринки и профессор Рейно Каллиола были геоботаниками.

Исходные пункты биогеографии предполагают классификацию природных территорий. На ее основе происходит поиск природных типов и территорий, которые требуют охраны. Планирование охраны природы в Финляндии заключалось преимущественно в применении теории. Таким образом создались: программа развития национальных парков, программы охраны болот и богатых птицами бассейнов, а также разработанная недавно программа охраны рощ. Работы хватает в области применения этой теории далеко и в будущем.

### Аутэкологический исходный пункт

Охрана находящихся под угрозой видов живых организмов приобрела в последнее время большую важность среди задач в области охраны природы. На этот вопрос обращали внимание как в Советском Союзе, так и в Финляндии. Однако уже не идет речь об охране крупных видов, исчезнувших по причине охоты, а о самых многообразных видовых группах, таким образом и стоящие за этим вредные факторы являются весьма различными. Косвенные воздействия человека создают в настоящее время наиболее важный фактор угрозы исчезновения. В области охраны видов живых организмов аутэкологическое исследование и его применение имеют первостепенную важность.

## Учитывание сукцессий в охране природы

Сегодняшняя тема - сукцессия и ее учитывание в охране природы, является весьма сложным вопросом. Динамика природы может иметь действительно большое многообразие и может колебаться в зависимости от условий. Проблема, каким образом этот вопрос учитывать в практических мероприятиях, большей частью пока не решена. Поэтому создание сотрудничества и обмен опытом в этой области, наверно, важны для обеих сторон.

С точки зрения охраны природы т.н. комитет Леопольда от 1963 г. в США служил, по моему представлению, значительным документом с точки зрения принятия сукцессии, как один из призывов к практическим действиям. В этом документе предлагают, что в области ухода за национальными парками в США за исходный пункт надо принять природу, существовавшую до прибытия белого человека. Комитет констатирует, что разожженные индейцами, а также природные лесные пожары были значительными факторами обработки природы. Этим факторам надо было бы позволять действовать и в дальнейшем.

Шесть лет после издания отчета я посетил национальный парк в Йеллоустоуне. Там я увидел один район, который пытались сжечь, имитируя таким образом вызванный молнией лесной пожар. Но ведь в прошлое лето там сгорели огромные области и, следовательно, имитация природных лесных пожаров уже не требуется.

## Задачи в Финляндии

23 года тому назад я, вдохновленный комитетом Леопольда, писал о тех потребностях в уходе за природой на охраняемых природных территориях, которые могли бы рассматриваться в Финляндии, чтобы например лесные пожары могли опять действовать на природу на охраняемых природных территориях. Практических мер все еще не добились. В национальном парке болота Патвинсуо летом 1988 г. должен был состояться пал, при котором должны были имитировать естественный лесной пожар, но дождливость конца лета отменила этот план.

Явления сукцессии в стране таких размеров как Финляндия могут быть весьма многообразными. В Советском Союзе они должны быть еще намного более обильными. Поднятие земли после ледникового периода, которое наиболее отчетливо видно на низменном побережье Эстерботнии, предусматривает однократную возможность наблюдения за первичной сукцессией. Надо бы иметь возможность сохранить образцы этапов его развития. Эта первичная сукцессия приводит к многообразному развитию природы, например от береговых растений к лесам, или от экосистем соленой воды к развивающимся через бассейн пресной воды болотам.

Вторичные сукцессии лесов служили объектом финских исследований в большей степени, чем первичные сукцессии. Собственный, довольно незначительный, опыт исследования лесных пожаров убедил однако меня в том, что воздействия лесных пожаров на леса являются действительно многообразными в зависимости от: грунта, древесных пород, господствующих климатических условий при разжигании пожара; если упомянуть некоторые обстоятельства. Летом 1988 г. я имел возможность следить за воздействием поверхностного пала на лес горного хребта в заповеднике Костамукши в Советском Союзе.

На подходящих, склонных к лесным пожарам, территориях естественные лесные пожары, очевидно, довольно часто проходили по этим территориям, может быть, с интервалом нескольких десятилетий. Недавно в одной публикации в Финляндии отметили, что некоторые ельники сохранились веками без горения.

В Соединенных Штатах смогли взять исходным пунктом природу, существовавшую до прибытия белого человека. На европейском континенте положение дел не так уж просто. Нам приходится признать в качестве одного элемента природы также воздействие охотника и человека, занимавшегося примитивным сельским хозяйством, на природу, что со временем становилось настоящим положением.

Исследования последних времен отчетливо вскрыли то, что многие виды растений и животных зависят от разных этапов вторичной сукцессии, вызванной человеком. В XIX веке даже более 70 % лесных угодий были полностью изменены подсечной системой земледелия. Когда подсечная система земледелия вместе со связанным с ней животноводством продолжалась в течение сотен лет, она оказывала в то время большое влияние на основные черты природы Финляндии. В настоящий момент последние остатки подсечной системы земледелия исчезают. Целью является основание в губернии Саво по крайней мере какой-либо охраняемой природной территории, предназначенной для сохранения типа ландшафта, созданного подсечной системой земледелия.

Загрязнение атмосферы влияет на развитие живой природы также на охраняемой природной территории. Именно загрязнение может изменить сукцессионные ряды самой природы и создать совсем новые. Каким образом следует относиться к ним?

#### Вопросы, вызванные проблемой

Чтобы мы смогли учитывать явление сукцессии в практической деятельности в области охраны природы, для решения проблем надо было бы совершить базовое исследование, прикладное исследование и эксперименты.



Вряд ли исследование пока предоставляет даже достаточной информации о том, какие сукцессионные ряды должны были бы учтены в охране природы. Это, следовательно, предполагает основные пояснения.

Сукцессионные ряды должны быть хорошо описаны, при этом должны быть учтены естественные колебания в рядах (сравнить, например, с воздействиями лесных пожаров в разных обстановках).

Можно ли позволять природным силам действовать и в нынешних положениях? Если нет, то каким образом можно имитировать явления природы. Являются ли настоящие охраняемые природные территории достаточно большими для сохранения больших сукцессионных рядов?

Очевидно при уходе за охраняемыми природными территориями приходится перейти к мероприятиям по охране природы, предусматривающим очень высококвалифицированного персонала, получившего длительную практику. Правление охраняемых природных территорий Финляндии до сих пор имело большие трудности с получением специализированного персонала.

#### Практическое предложение

По моему представлению, явления вторичной сукцессии, запускаемые лесным пожаром или штормом, являются весьма важными явлениями для обеих представленных здесь сторон. Я и предлагаю, что во время настоящего симпозиума будем стремиться, по крайней мере в этой области, найти такие темы научных исследований и практические задачи развития, которые смогли бы быть приняты в качестве объекта сотрудничества на ближайшие годы. В эту проблематику я включаю те находящиеся под серьезной угрозой исчезновения виды животных и растений, которые зависят от разных этапов развития сукцессии. Мы финны, наверное, готовы задать вопросы относительно существования и требований к среде обитания некоторых таких видов.

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

- Haapanen A. 1965. Alkuperäisen luonnon suojeleminen. (Охрана исконной природы; Summary: The conservation of virgin nature.) - Suomen luonto 24: 8-16 & 34-35.
- Leopold, A.S., Cain, S.A., Cottam, C.M., Gabrielson, I.N., Kimbal, T.L. 1963. Wildlife management in national parks. (Уход за дичью в национальных парках).

## 2 ИЗУЧЕНИЕ ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ СУКЦЕССИЙ В ЗАПОВЕДНИКАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РСФСР

Ю.Д. Нухимовская

Стационарное изучение смен растительного покрова проводят в СССР в заповедниках и на биогеоценологических станциях АН СССР. Заповедники имеют большие возможности для изучения сукцессий, поскольку их территории насовсем изъяты из хозяйственной эксплуатации и предоставлены им в бессрочное пользование. Здесь осуществляют круглогодичные исследования постоянным коллективом сотрудников на одних и тех же пробных площадях в течение неограниченного времени.

Изучение сукцессий в заповедниках ведут в составе специальной ежегодно выполняемой программы комплексных исследований, называемой Летописью природы (Филонов, Нухимовская, 1985), однако оно может осуществляться и как самостоятельная тема. Генеральная цель исследований по программе Летописи природы - выяснение пространственно-временных закономерностей развития и естественной динамики природных комплексов, а также причин и последствий нарушения их природными или антропогенными воздействиями (Исаков, 1983).

В заповедниках применяют прямые и косвенные методы изучения смен растительности, подробно описанные В.Д. Александровой (1964). К прямым относят метод непосредственных наблюдений на постоянных площадях или без их фиксации, метод эксперимента, метод изучения сохранившихся растительных остатков и метод сопоставления современной растительности со старыми планами, картами, лесотаксационными описаниями, сравнение материалов лесоустройств разных лет и др. К косвенным методам относятся метод сравнительного изучения сообществ, составляющих пространственные эколого-фитоценоотические ряды, метод экологических реликтов, метод изучения возрастной структуры (демографический анализ) популяций, слагающих сообщество, и некоторые другие. В заповедниках предпочтительны щадящие, невозмущающие методы исследований.

Помимо наземных, используют дистанционные методы - периодическую аэро- и космическую съемку как всего заповедника, так и отдельных наиболее динамичных участков или ключей. Выводы о динамике можно сделать также путем сопоставления старых материалов аэрофотосъемок с интервалом 10 - 20 лет, а также новых снимков и старых карт за последние 50 - 100 лет (Виноградов, 1983 а, б).

Однако наиболее характерны для заповедников длительные наблюдения на постоянных фиксированных площадях и профилях, которые сохраняют многие годы. На них и рядом проводят разнообразные качественные и количественные наблюдения за отдельными компонентами экосистем. Размеры площадей должны быть рассчитаны на проведение исторически длитель-

ных наблюдений. Чтобы проследить сдвиги границ между соседними сообществами (например, лес и луг, лес и болото), поперек их границы закладывают трансекты. На постоянные пробные площади и им подобные стационары составляют паспорта, включающие общие и специальные сведения о них (Методические рекомендации..., 1987; Рысин и др., 1988). К работе могут быть привлечены сотрудники сторонних научных учреждений. Наибольший интерес представляют комплексные исследования специалистами разного профиля.

Ниже дан краткий обзор материалов по естественным и антропогенным сукцессиям на территориях 8 заповедников, условно отнесенных к северо-западу европейской части РСФСР (рисунок 1).

Кандалакшский заповедник (год организации 1932, площадь 58,1 тыс. га, баренцевоморские участки расположены в тундровой зоне, беломорские - в северной тайге). Здесь изучены сукцессии на испытывающих поднятие островах Белого моря. Выявлены три наиболее характерных экологических ряда (каменисто-песчаный, песчаный и илистый) растительных сообществ. Каждая ступень экологического ряда одновременно рассматривается как сукцессионная стадия развития растительности (Бреслина, 1965). Прослежено также формирование первичной (на лишенных растительности участках) и вторичной (как результат смены) орнитогенной растительности в местах гнездования многих видов морских колониальных птиц под влиянием их экскреторной, вытаптывающей и роющей деятельности. Вторичная орнитогенная растительность чаще формируется на сухих вороничных (*Empetrum nigrum*) торфяниках, на месте колосняковых (*Leymus arenarius*) кочкарников, на болотах, приморских лугах. Сделаны интересные наблюдения по становлению и постепенному возврату орнитогенной растительности к климаксовой стадии - кустарничковым тундрам в зависимости от состава, динамики численности, распределения и характера поведения водоплавающих птиц.

Лапландский биосферный заповедник (1930, 278,4 тыс. га). Н.М. Пушкиной (1960) опубликованы результаты 22-летнего изучения (1936 - 1958) естественного возобновления растительности на лесных (сосновых, а также еловых, елово-сосновых и березовых) гарях Лапландского заповедника. Автор использовала метод исследования разновозрастных гарей в сочетании с периодической проверкой 48 заложенных постоянных пробных площадей, что дало возможность подробно охарактеризовать все стадии сукцессии на протяжении от 1 до 100-150 лет после пожара. В сосновых лесах пожары обычно низовые, а в сосново-еловых и еловых лесах наблюдались частичные переходы к верховым.

На участках гарей с сосновым древостоем, поврежденным на 75 % и более, возобновление сосны неудовлетворительное. При наличии семян полное обсеменение гарей происходит в среднем через 10 - 15 лет после пожара. Наиболее благоприятные условия для возобновления сосны наблюдаются в елово-сосновых лесах по пологим склонам облесенных возвышенностей, среди хорошо развитого покрова из *Polytrichum juniperum*. На всех участках гари, где ель присутствовала

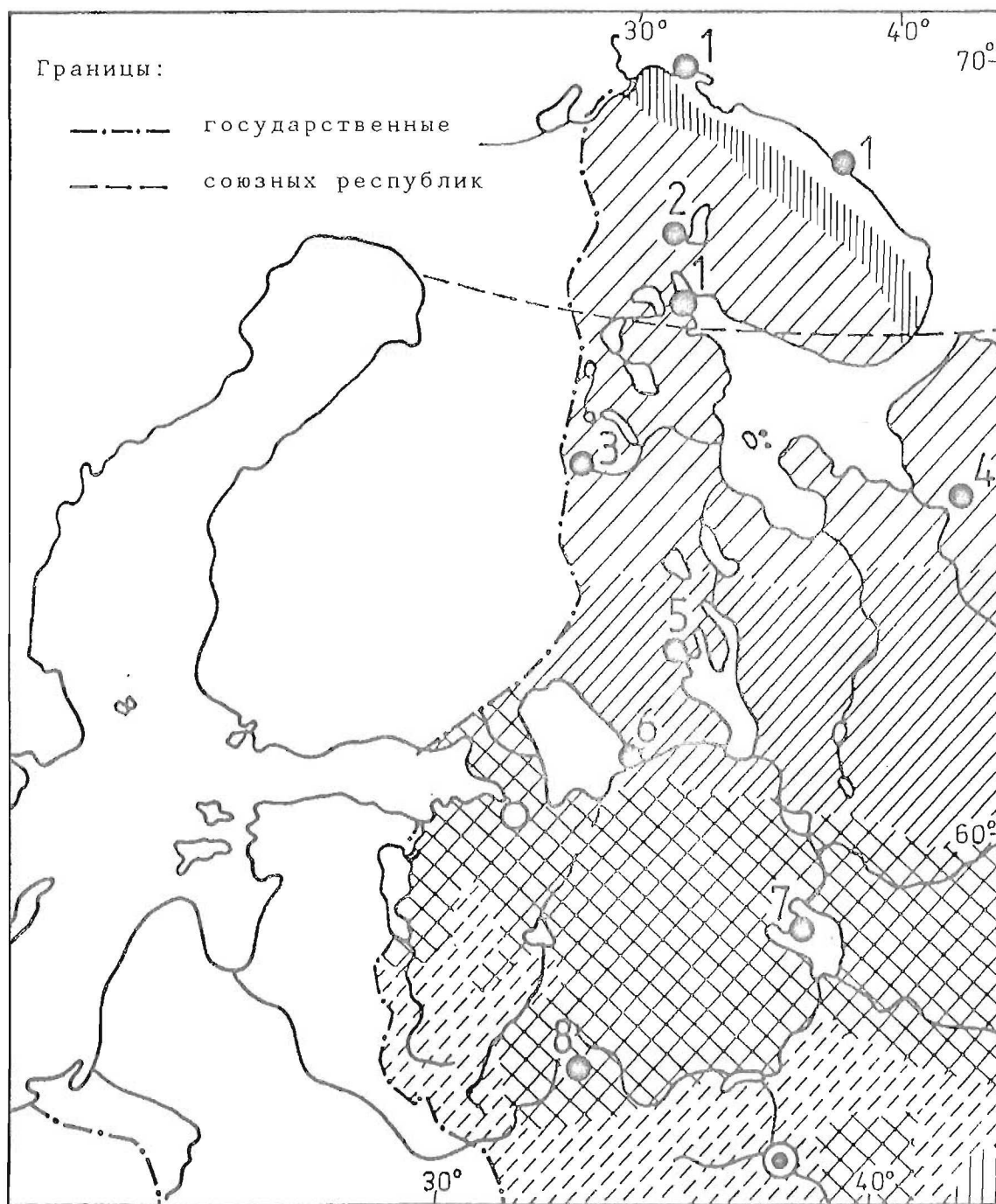









Рис. 1. Заповедники северо-запада европейской части РСФСР. 1. Кандалакшский, 2. Лапландский, 3. Костомукшский, 4. Пинежский, 5. Кивач, 6. Нижне-Свирский, 7. Дарвинский, 8. Центрально-Лесной.

## Типы растительности:

	тундры		южнотаежные леса
	лесотундры		широколиственно-хвойные леса
	северотаежные леса		широколиственные леса
	среднетаежные леса		

до пожара, она возобновляется неудовлетворительно. Первые единичные ели появляются на гарях через 10 - 15 лет после пожара, редкий групповой подрост не ранее 35 - 50 лет. В ельнике-черничнике через 60 - 70 после пожара наблюдается успешное внедрение ели на прежние местообитания. В елово-сосновых лесах, где место ели занимает не береза, а сосна, внедрение ели происходит позднее, обычно не ранее, чем через 100 лет.

После пожара ель в еловых, равнинных елово-березовых лесах и еловых редколесьях сменяется березой; ель в елово-сосновых и сухих вариантах сосново-еловых лесов сменяется сосной; сосна и ель в горных елово-сосновых редколесьях сменяется березой извилистой с образованием вторичных березняков.

В сосновых лесах после пожара увеличивается роль кустарничков (брусники, вереска и толокнянки), в других лесных формациях - роль некоторых злаков и трав. На продолжительное время выпадают растения, требовательные к органическому субстрату (вороника, плаун, карликовая береза, багульник).

Напочвенный покров на пожарищах проходит следующие стадии:

в лишайниковых сообществах:

I	открытый кустарничковый покров
II	политрихово-кустарничковый покров
III	господство бокальчатых кладоний ( <i>Cladonia botrytes</i> , <i>Cladonia deformis</i> , <i>Cladonia cornuta</i> ) (на 40 - 45-ый год после пожара гарь становится пригодной для использования как пастбище северного оленя)
IV	господство <i>Cladonia mitis</i>
V	заклывательная стадия - господство <i>Cladonia alpestris</i>

в лишайниково-зеленомошных сообществах:

I	кустарничковый покров
---	-----------------------

- II кустарничковый покров с участием бокальчатых кладоний (*Cladonia botrytes*, *Cladonia deformis*, *Cladonia cornuta*)
- III начальное возобновление лесных мхов с господством кустарничков и видов рода *Dicranum*
- IV заключительная стадия - совместное существование кустарничков, типичных лесных мхов и кустистых кладоний (*Cladonia mitis*, *Cladonia uncialis*)

в зеленомошных сообществах:

- I разнотравно-кустарничковый покров
- II кустарничково-политриховый покров
- III начальное возобновление лесных мхов с господством видов рода *Dicranum*
- IV заключительная стадия - господство типичных лесных мхов - *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*.

Срок наилучшего возобновления сосны на большинстве гарей приходится на конец первой и начало второй стадии (развитый покров из политриховых мхов), что бывает приблизительно спустя 8 - 10 лет после пожара; ели - совпадает со стадией начального возобновления мхов, что бывает на гарях возрастом около 40 - 50 лет. Проанализированы главные смены в результате неоднократных пожаров.

Пожары усиливают лесотундровую структуру некоторых северных сообществ, в первую очередь редколесий. С другой стороны, в указанные годы на гарях обнаружены и признаки наступления леса, что автор связывает с потеплением климата области.

Территория Лапландского заповедника 50 лет испытывает влияние аэровибросов комбината "Североникель". Доминирующие загрязнители - тяжелые металлы (никель, медь), их производные и двуокись серы. Изучение воздействия загрязнений на различные компоненты экосистем проводилось силами заповедника, Лаборатории охраны природы Кольского научного центра АН СССР, Ботанического института АН СССР, Московского лесотехнического и других учреждений. В пределах заповедника и его охранной зоны по степени деградации экосистем выделено 4 зоны (Крючков, Сыроид, 1979; и др.), которые можно рассматривать и как стадии их разрушения:

- 1 зона начальной стадии;
- 2 частичного;
- 3 сильного;
- 4 полного их разрушения.

В этой последовательности сомкнутость крон древесного яруса меняется от 0,2 - 0,3 (0,5) до его полного выпадения, покрытие травяно-кустарничкового яруса снижается с 60 - 90 до 40 %, покрытие лишайников (в 1-ой зоне они угнетены) - с 5 - 10 % (ельники) и 60 - 65 % (сосняки)

почти до нуля и полного исчезновения эпифитных и накипных форм. Покров мхов сократился с 80 % (ельники) и 10 - 20 % (сосняки) почти до нуля. Во 2-ой зоне сфагновые болота находятся в начальной стадии деградации, в 3-ей они превратились в осоковые и кустарничковые, в 4-ой - в осоковые. Обнаженность почвы увеличивается от 3 - 5 (15 %) во 2-ой до 45 - 90 % в 4-ой зоне. В горной тундре (2-ая зона) покрытие угнетенных лишайников - до 20 %, обнаженная почва - до 70 %. Территория, следующая за 4-ой зоной, практически нарушена. Во 2-4-ой зонах дикий северный олень почти перестал встречаться; в 4-ой зоне установлено снижение численности красно-серой полевки, полное выпадение насекомоядных млекопитающих; в 3-ей и 4-ой - исчезновение европейской рыжей полевки. Численность фито- и энто- и сапрофагов лесного энтомокомплекса таких участков низкая (Катаев, Макарова, 1984; и др.). В заповеднике выделены и описаны следующие стадии техногенной депрессии разновозрастных перестойных ельников:

- |   |   |
|---|---|
| 1 | стадия елового фитоценоза с первыми признаками угнетения; |
| 2 | стадия техногенной редины;                                |
| 3 | стадия березово-ивового мелколесья;                       |
| 4 | стадия техногенной пустоши.                               |

Чистые по составу ельники деградируют в 1,5 раза быстрее. Дан прогноз их деградации (Карпенко, Макарова, 1986; и др.).

Костомукшский заповедник (1983, 47,6 тыс. га). Научная работа в стадии становления.

Пинежский заповедник (1975, 41,2 тыс. га). Здесь преобладают ельники. Леса с примесью лиственницы (*Larix sukaczewii*) на северо-западе своего ареала занимают 62,5 % лесной площади, а чистые лиственничники (возрастом 200 и более лет) приурочены к участкам с интенсивным проявлением карста. За 23 года (1956 - 1979 гг.) площадь древостоев с преобладанием лиственницы сократилась почти наполовину, а доля участия в смешанных сообществах снизилась с 0,8 - 0,9 до 0,4. Она возобновляется лишь в местах с нарушенным напочвенным покровом - на ограниченных участках гарей и на обочинах старой лесовозной дороги. В большинстве лиственничных ассоциаций происходит смена пород на ель и березу. В заповеднике сохранение лиственницы возможно в основном в экстремальных экотопах - на сухих гипсовых обнажениях реки Сотки, по крутым склонам карстовых логов, где ель в силу своих биологических особенностей не может конкурировать с лиственницей.

Кивач (1931, 10,5 тыс. га). Здесь представляют интерес взаимоотношения ели и сосны. Проведено изучение смен растительности, предшествующей современному состоянию. Этому вопросу посвящен специальный доклад.



**Нижне-Свирский** заповедник (1980, 41,0 тыс. га). Перспективно изучение закономерностей формирования биоконплексов ландшафта береговых валов юго-востока Ладожского озера, сложных процессов формирования растительности и ее смен, обусловленных историческими закономерностями развития побережья.

**Дарвинский** заповедник (1945, 112,6 тыс. га). Создан на берегах крупного Рыбинского водохранилища, затопившего низменное Молого-Шекснинское междуречье, с целью изучения процессов трансформации природных ландшафтов. Наблюдения на постоянных пробных площадях, профилях и остальной территории начаты в 1946 г., когда затопление чаши водохранилища еще не завершилось. Водохранилище изменило уровень грунтовых вод в береговой полосе шириной около 200 м. На водоразделы, представленные верховыми болотами, оно оказывает косвенное влияние.

Подведены итоги многолетнего наблюдения за динамикой природных процессов (Опыт работы и задачи..., 1979; и др.). Выявлены тенденции перехода большинства типов леса в более гигрофитные варианты. Так, сосняки лишайниковые на сухих возвышенных дюнах превращаются в сосняки лишайниково-зеленомошные; сосняки лишайниково-зеленомошные, приуроченные к сухим прирусловым валам, трансформируются в сосняк зеленомошник чистый с тенденцией смены сосны елью. Позднее отмечено ускорение после создания водохранилища естественного и медленного в масштабах времени процесса заболачивания лесов изучаемого района вследствие подтопления. Этот процесс идет в отличие от типичного для таежной зоны процесса заболачивания сосняков, минуя стадию кукушкина льна, сразу через поселение сфагнома. Так, сосняк ягодно-зеленомошный, занимающий склоны грив среди заболоченных лесов, превращается в сосняк черничник свежий (зеленомошно-сфагновый) с тенденцией смены сосны елью; сосняк ягодно-сфагновый, занимающий ровные слабодренированные местообитания, имеет тенденцию перехода в черничник влажный (сфагновый). Наиболее стабильным оказался сосняк кустарничково-сфагновый, самый распространенный тип леса в этом районе.

В прибрежной полосе в первые годы возникли новые, необычные природные комплексы: затопляемые, но продолжающие вегетировать леса, подтопляемые лесные сообщества, временно затопляемые луга с пышным травостоем, всплывшие торфяники, образовавшие плавучие острова, интенсивно развивалась водная растительность. Через 10 - 15 лет, после очищения мелководий от затопленных лесов, уменьшения числа всплывших торфяников, усиления волнобоя, площадь мелководий сильно сократилась. Гидрофиты уступили место земноводным растениям из-за периодического длительного затопления и полного осушения мелководий. Дальнейшая картина смен растительности и характер ее поясности оказалась чрезвычайно пестрой и разнообразной, определяемой степенью и продолжительностью осушения или затопления и чередованием или повторением лет с определенной тенденцией характера уровня водохранилища, а также процессами заиления дна. Ныне площадь полосы временного затопления в заповеднике около 200 км<sup>2</sup> при ширине от нескольких метров до 5 - 6 км.



Через 10 - 15 лет после заполнения ложа в этой полосе стала уменьшаться численность водоплавающих птиц из-за снижения кормности и защитности этих мест. В дальнейшем их численность определялась условиями обитания, зависящими от режима уровня водохранилища. Произошли и другие изменения в населении животных, в частности, за два десятилетия существования водохранилища произошла смена фоновых видов мышевидных грызунов.

Центрально-Лесной биосферный заповедник (1931, 211,1 тыс. га) является одновременно полевым стационаром Ботанического института АН СССР (Ленинград). В исследованиях большое внимание уделено экологической оценке внутривидовых взаимодействий как важнейших факторов регуляции и стабилизации структуры южнотаежных коренных (субклимаксовых) сообществ ели. Показано особое значение внутривидовой конкуренции в подземных частях экосистем в развитии древостоя, в частности, в стрессовых погодных ситуациях, и роль вывалов деревьев в микросукцессиях ельников. Вероятность достижения климаксового состояния абсолютно разновозрастной популяции ели в этих сообществах в условиях заповедника крайне низка (Факторы регуляции..., 1983; и др.). На основе анализа споропыльцевых диаграмм двух торфяников рассмотрено истории лесов заповедника в последледниковое время (Пьявченко, 1955).

Таким образом, естественная динамика биоты названных заповедников в ряде случаев искажается из-за антропогенных воздействий, которые могут привести к сменам разрушительного характера. Выход из подобных ситуаций заключается в экологизации хозяйственной деятельности на сопредельных территориях.

## Л И Т Е Р А Т У Р А

- Александрова В.Д. 1964. Полевая геоботаника. Т.3. М.-Л.: Наука, С. 300-447.
- Бреслина И.П. 1965. Сукцессионные смены на островах архипелага Кандалакшской шхеры (Белое море). Доклады ТСХА. М., вып. 113. С. 223-227.
- Бреслина И.П. 1987. Растения и водоплавающие птицы морских островов Кольской Субарктики. Л.: Наука. 200 с.
- Виноградов Б.В. 1983. Аэрокосмические исследования охраняемых природных территорий в СССР. Охраняемые природные территории Советского Союза, их задачи и некоторые итоги исследований. М. С. 116-130.
- Виноградов Б.В. 1983. Методы дистанционного экологического мониторинга биосферных заповедников. Экологический мониторинг Приокско-Тerrasного биосферного заповедника. Пушино. С. 206-207.
- Исаков Ю.А. 1983. Динамика природных экосистем и изучение ее в заповедниках по программе "Летописи природы". Охраняемые природные территории Советского Союза, их задачи и некоторые итоги исследований: I международный конгресс по биосферным заповедникам. Минск., М. С. 140-149.
- Карпенко А.Д., Макарова Т.Д. 1986. Влияние промышленного загрязнения на еловые фитоценозы Кольского полуострова. Биологические проблемы Севера: II симпозиум. Якутск. Вып. 3. С. 138-139.
- Катаев Г.Д., Макарова О.А. 1984. Изменения фауны наземных позвоночных Лапландского заповедника за полувековой период. Мониторинг природной среды Кольского Севера. Апатиты. С. 75-92.
- Крючков В.В., Сыроид Н.А. 1979. Изменение экосистем Кольского Севера под влиянием антропогенной деятельности. Биологические проблемы Севера: VIII симпозиум. Апатиты. Ч. I. С. 39-42.
- Опыт работы и задачи заповедников СССР. 1979. М.: Наука. 199 с.
- Методические рекомендации по размещению, территориальной организации и оформлению документации стационаров в государственных заповедниках. 1987. М. 30 с.
- Пучнина Л.В. 1986. К характеристике лиственничных лесов Пинежского заповедника. Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР: Сб. научн. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. С. 138-148.
- Пушкина Н.М. 1960. Естественное возобновление растительности на лесных гарях. Тр. Лапландского гос. заповедника. Вып. 4. М. С. 5-126.

- Пьявченко Т.И. 1955. История лесов Центрально-Лесного заповедника в послеледниковое время. Труды Комиссии (АН СССР) по изучению четвертичного периода, № 12. С. 70-90.
- Рысин Л.П., Комиссарова Е.С., Маслов А.А., Петерсон Ю.В., Савельева Л.И. 1988. Методические предложения по созданию системы постоянных пробных площадей на особо охраняемых лесных территориях. М.: Наука. 27 с.
- Факторы регуляции экосистем еловых лесов. 1983. Л.: Наука. 318 с.
- Филонов К.П., Нухимовская Ю.Д. 1985. Летопись природы в заповедниках СССР: Методическое пособие. М.: Наука. 143 с.

### 3 ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ПО КЛАССИФИКАЦИИ ЕСТЕСТВЕННЫХ И НАХОДЯЩИХСЯ В ХОЗЯЙСТВЕННОМ ПОЛЬЗОВАНИИ ЛЕСОВ

Тапио Линдхолм

#### Об истории

Народное хозяйство Финляндии традиционно основывается на эксплуатации леса как природного ресурса. Эксплуатация леса была различной в разные времена. Старыми способами эксплуатации, направленными на запасы леса на корню, были: выжигание лесосеки при подсечном хозяйстве, смолокурение, лесные пастбища и т.д. Эти формы хозяйства были экстенсивными, они коснулись большей части площади лесов, за исключением самой крайней Лапландии. Эксплуатация лесов в сочетании с обычными в свое время лесными пожарами показывает то, что коренные леса и раньше не служили преобладающим состоянием лесов.

Выжигание лесосеки при подсечном хозяйстве применялось в наиболее широком масштабе до середины XIX века (Heikinheimo, 1915 г.). Подсечное хозяйство было сконцентрировано на территориях пышных типов лесов. Смолокурение, которое было сосредоточено в наиболее тощих сосновых борах, достигло своей вершины в 1860-ых годах. В последних стадиях смолокуренное хозяйство было сосредоточено в области Кайнуу (Alho, 1968 г.). В результате подсечной культуры леса применялись широко также в качестве пастбищ. Лесная пастба было общепринятой практикой еще до 2-ой мировой войны, хотя эпоха подсечной культуры уже прошла. В то время и изучались воздействия лесной пастбы на леса (Lampimäki, 1939 г.).

Использование лесов изменилось в конце XIX века, когда параллельно с применимыми до тех пор формами использования леса со временем поднялось лесопильное хозяйство. В начальной стадии рубки леса пользовались в основном выборками с определенного диаметра, что имело длительное воздействие на строение леса (Leikola, 1987 г.). Только позднее, по мере развития целлюлозной промышленности, и древесина меньшего диаметра нашла сбыт.

Главное управление лесного хозяйства было основано в Финляндии в 1859 г. Это признак начала нового подхода к лесам. После этого все леса имели своего владельца и какую-либо стоимость. Целенаправленная эксплуатация лесов Финляндии стала более эффективной после приобретения независимости, а лесное законодательство от 1928 г. послужило основой для интенсификации ухода за частными лесами. Естественное возобновление, как правило, служило способом перехода к новому поколению деревьев.

Радикальная резолюция о выборочной рубке от 1948 г. (Leikola, 1987 г.) вместе со своими последствиями изменила уход и обработку лесов. Вследствие этого произошел переход к культурному лесному хозяйству, в котором возобновление лесов, как правило, происходит методом посева и посадки, созданное таким образом поколение деревьев активно ухаживается. Такое интенсивное лесоводство в целом напоминает все больше полеводство, чем первоначальное состояние леса.

Нынешнее эффективное использование леса в сочетании с длительной традицией эксплуатации лесов превращает охрану оставшихся естественных лесов в важную, но и сложную задачу. Но даже охрана в качестве задачи не является очень утешительной, так иссякли наши естественные леса. Однако, охрана естественных лесов имеет многие, и из-за существующего положения - спешные, причины.

В Швеции охрану старых естественных лесов - коренных лесов - обосновали следующими, являющимися вескими и в Финляндии, (Bråkenhielm, 1982 г.) аргументами:

- В качестве охраны лесной экосистемы как таковой.
- В качестве эталонных территорий для ухоженных лесов, для нужд исследования и наблюдения за окружающей средой.
- В качестве убежища находящихся под угрозой исчезновения животных и растений.
- В качестве учебных объектов лесной экосистемы для разных целей.
- В качестве впечатлений для человека.
- В качестве генных банков.

В Финляндии основой для рассмотрения целей охраны старых естественных лесов служило, в основном, Заключение комитета охраны находящихся под угрозой исчезновения растений и животных (Rassi и др., 1985 г.). И так, данный комитет помимо прочего предложил:

Из территорий коренных лесов на государственной земле, расположенных к югу от губернии Лапландия, а также из коренных частей заповедных лесов сформировать защитные территории, соответствующие закону об охране природы.

О других, расположенных в Южной Финляндии, вековых лесах (т.е. старых естественных лесах) и о возможностях их сохранения будет составлен спешный отчет.

Однако, сам объект, старый естественный лес, определили недостаточно и неопределенно. О нем применяли также разные названия, которые частью даже служили причиной недоразумения. Говорили о вековых лесах, коренных лесах, глухих лесах, и даже о необработанных лесах.

Что тогда, на самом деле, старый естественный лес собой представляет? По крайней мере следующие точки зрения о его сути надо было бы учесть при охране естественных лесов.

#### Развитие естественного леса

Естественный лес - пусть это будет названием для такой лесной экосистемы, которая развивалась согласно своим внутренним законам и, на которую никакая человеческая деятельность не оказывала влияния. Согласно абсолютному рассмотрению естественных лесов уже и не существует, так как человеческая деятельность в настоящее время влияет на все. По относительно рассмотрению, все же, естественные леса существуют. При этом основное внимание должно уделяться на сам лес, т.е. на растительность, которая делает его лесом, и, в особенности, на древостой.

Лес является живой, созданной деревьями, экосистемой. Деревья являются живыми организмами, которые рождаются, растут, стареют и под конец умирают. Деревья образуют лес, где естественное развитие древостоя является центральным свойством естественного леса.

По некоторым частям нам хорошо известно развитие наших естественных лесов, так как в начальной стадии финского лесоведения много исследовали развитие естественных лесов, т.е. первичных насаждений (например, Cajanus, 1914 г., Ilvessalo, 1920 г., 1937 г., Lönnrot, 1925 г., Lappi-Seppälä, 1930 г.) для составления таблиц прироста и доходности (Ilvessalo, 1920 b). До Первой мировой войны даже в Южной Финляндии еще можно было найти возрастную серию естественного росших лесов. На основании этих исследований мы знаем развитие основного древостоя, происшедшего от естественного обсеменения в открытой местности, т.е. развитие преобладающей ярусности кроны в различных лесах по кривой жизни этого древостоя. Следовательно, эти исследования не описывают развитие естественного леса в целом.

Развитие главного древостоя леса основывается на приросте деревьев и на требуемом ими по мере прироста все большем пространстве. Из этого, в свою очередь, следует согласно Илвессало (1920 г.), что "при борьбе между индивидуальными деревьями из количества особей молодняка, часто достигающего даже нескольких десятков тысяч, большая часть, даже более 90 %, терпит поражение прежде чем она успеет развиться в лес с возрастом более 100 лет" (рис. 1). и, что "где борьба за существование может продолжаться, там и леса являются очень регулярными" (рис. 2). Но Илвессало также напоминает о том, что "где борьба между растениями время от времени прерывается вследствие лесных пожаров, выжигания лесосеки при подсечном хозяйстве, рубок и пр., древостой леса не достигает естественной регулярности коренного леса". Антропогенность и естественность прерываний в этих исследованиях не специфицировались.

Центральной величиной в развитии молодого естественного леса является самоизреживание, вызванное конкуренцией деревьев (тоже Aaltonen, 1925 г.). Самоизреживание в качестве явления стало в последствии центральным объектом исследования в области популяционной биологии (например Westoby, 1984 г.). Его протекание в популяции лесных деревьев является центральной величиной при оценке естественного положения разновозрастных лесов (Lindholm и Tuominen, 1989 г.). Ведь разные философии ухода, основывающиеся на низовой или верховой проходной рубке, являются человеческой деятельностью, которой стремиться компенсировать самоизреживание. Самоизреживание вызывает в лесу колоссальное количество мертвой древесины, оно также выбирает распределение древесных пород на основе биологических предпосылок видов, в отличие от рубок вообще.

## Возобновление леса

Огонь - естественный возобновитель естественного леса. Раньше лесные пожары были обычными в Финляндии (Saari, 1923 г.) и Скандинавии (Högbom, 1934 г.). Встречаемость, распространенность и частота происшествий лесных пожаров означали, что коренных лесов повсюду не было. Вероятность сгорания разных мест, очевидно, была различной, и, следовательно, все же были леса, которые давно не горели. Подсечное хозяйство, которым занимались в Южной Финляндии, правда, тоже повлияло на уменьшение количества коренных лесов (Linkola, 1988 г.), кроме этого человек добавил в свое время в наших лесах еще и власть огня (Borg, 1859 г., и 1988 г.).

Наиболее существенно в лесных пожарах было то, что после них было много мертвой, частью сгоревшей крупномерной гнилой древесины. Лесные пожары тоже не всегда сжигали всего живого древостоя, он оставался прежде всего в сырых лощинах (Röntinen, 1929 г.). Следовательно, там, где самоизреживание происходит в начальных стадиях развития насаждения, в лесу много гнилых деревьев жедевого типа, там обычно после лесного пожара имеется одновременно много крупномерных сухостойных деревьев и валежников. Гнилые

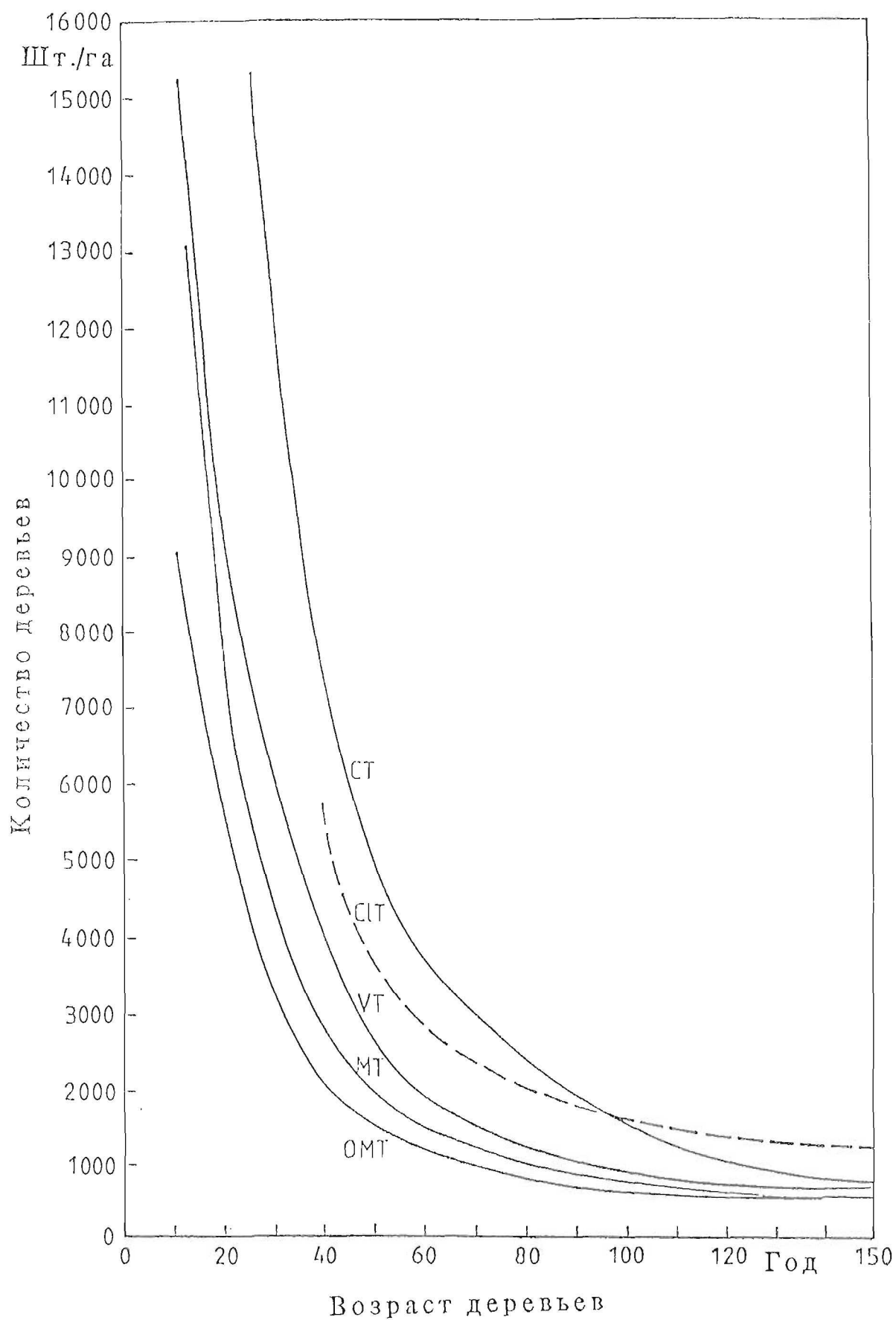


Рис. 1. Самоизреживание деревьев, относящихся к главным древесным породам сосняков Южной Финляндии, как функция возраста (согласно Илвессало 1920).



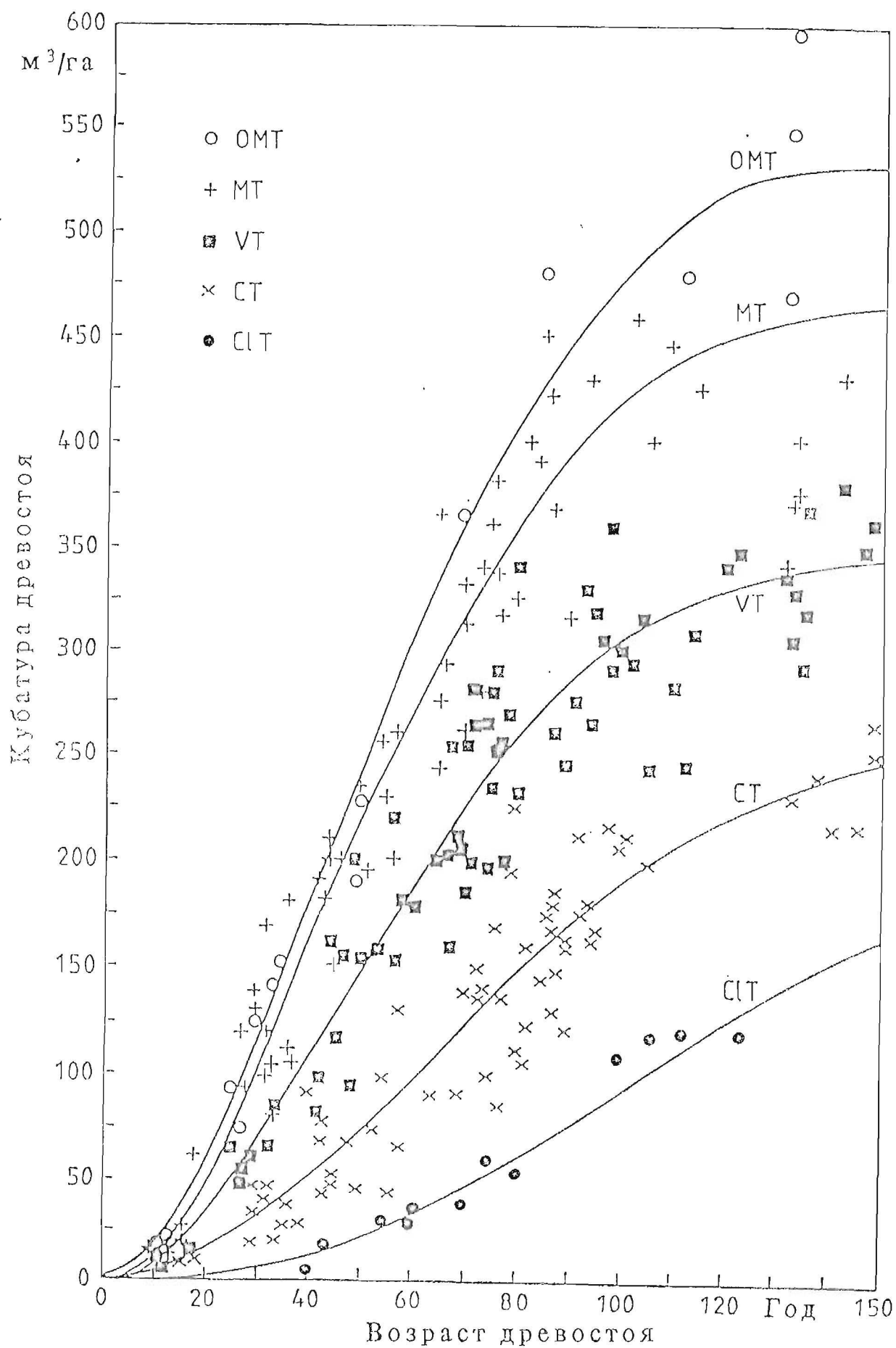


Рис. 2. "Регулярное" развитие кубатуры древостоя сосняков южной Финляндии в разных типах леса, как функция возраста (согласно Илвессало 1920).

деревья имеют большое влияние на видовой состав грибов и насекомых леса (Rassi и Väisänen, 1987 г.).

Но там, где огонь и никакой другой фактор не прерывали развитие древостоя, развитие первой стадии, т.е. первичной стадии древостоя продолжается. По мере старения древостоя, увеличение возраста деревьев и по мере этого также увеличение отклонений (Tikka, 1935 г.) влияют на лес больше, чем самоизреживание. Древесные породы начальной стадии сукцессии - в основном лиственные породы, разлагаются и умираются, создавая в лесу валежники. Когда древесные породы тоже конца первичной стадии, обычно это ель, стареют и валятся в валежники, начинается, по крайней мере в некоторых условиях, как в Северной Фенноскандии в т.н. ельниках гилокомиум-черничникового типа, переход от первичной к вторичной стадии (Sirén, 1955 г.).

Согласно Сирену "древостой первичных насаждений достигает вершины своего климакса примерно по истечении 220...240 лет после рождения посадочного материала. Однако, достигнутое состояние баланса не является постоянным, а в строении древостоя постоянно происходят изменения, которые вскоре приводят к быстрому разрушению. Следовательно, этап климакса первичных насаждений является лабильным состоянием баланса, за которым, после происшедшего падежа, следует новая сукцессия в форме вторичного поколения деревьев". Это вторичное насаждение ельника гилокомиум-черничникового типа является, согласно Сирену, по своему древостой менее продуктивным, чем первичное насаждение. Надо подчеркнуть, что результаты Сирена об определенных северобореальных лесах не обязательно могут применяться для южнобореальных лесов, о которых нет соответствующих исследований, по крайней мере в Финляндии.

Развитие леса может прерываться также при отсутствии лесных пожаров. Вред от шторма и ветровалов, и последующий за ними вред от насекомых, могут привести к созданию первичного насаждения. При этом корневые ямки и истлевающие валежники играют большое значение для среды возобновления древостоя и места рождения нового леса (Sernander 1936 г., Arnborg, 1943 г.). В зависимости от размера прогалин размер "контуров насаждения", следовательно, может колебаться от нескольких квадратных метров до нескольких квадратных километров. Таким образом, в зависимости от экологических условий леса, лес способен к возобновлению без деградации, а через места нарушения малого масштаба (например Sernander, 1936 г. и Runkle, 1982 г.). На основе мозаики, образованной контурами разных размеров, и разбросанными местами произрастания, естественный лес в более широком масштабе, очевидно, является весьма изменчивым.

На основе вышесказанного я бы отметил, что в финском лесоведении исследовали идеальный лес, как в связи с исследованием первичных насаждений, так и с исследованием вторичных насаждений. Разные исследования охватывали леса, из которых были исключены случаи нарушения леса. В экологии естественного леса эти забытые перерывы и нарушения могут неожиданно иметь большое значение. - Этот подход поня-

тен, так как в исследованиях информация с точки зрения экологии естественных лесов была второстепенным делом, а главным делом были нужды лесного хозяйства. В исследованиях биологии охраны природы цели иные, во многом совпадающие с лесо-экологическим фундаментальным исследованием.

#### Естественный лес по сравнению с остальными лесами

В лесу большая собственная вариация природы. Кроме этого разные мероприятия человека обрабатывают лес многими способами. Если вышепредставленное мышление, основывающееся на естественном состоянии древостоя естественного леса принимается исходным пунктом, леса, представляющие разные степени естественного состояния, могут классифицироваться на основе следующего деления. Речь идет о предварительном наброске, более точное определение классов отсутствует.

#### А. ЕСТЕСТВЕННЫЕ ЛЕСА

##### 1. Настоящий естественный лес:

Лес, на строение которого не оказывали влияние другие факторы, чем вызванные самой природой.

Он может быть МОЛОДОЙ ЕСТЕСТВЕННЫЙ ЛЕС, в котором имеется сильная взаимная конкуренция деревьев, но в нем могут включаться или вблизи находятся деревья предыдущего поколения.

Или он может быть СТАРЫЙ ЕСТЕСТВЕННЫЙ ЛЕС, в котором имеется развитый до полного роста древостой и много гнилых деревьев, образовавшихся из деревьев той же группы возраста. Из-за наличия в этом лесу больших деревьев его можно назвать также КОРЕННЫМ ЛЕСОМ.

Этот лес может развиваться в ВЕКОВОЙ ЕСТЕСТВЕННЫЙ ЛЕС, где древостой может развиваться в течение столетий и первичный лес сменяется вторичным лесом. Или древостой возобновляется в местах отдельных ветровалов и пр.

##### 2. Бесыскусственный лес

Лес, строение которого главной частью находится в естественном состоянии, но он образовался в открытом месте, в пастбище или после рубки и пр., или на предыдущее поколение деревьев древостой была направлена рубка, например рубка маяков. Развитие, основывающееся на самоизреживании, служило фактором, который главной частью формировал древостой. С некоторыми оговорками и эти леса можно было бы назвать естественными лесами. Эти леса могут тоже развиваться в коренные.

Б. НЕЕСТЕСТВЕННЫЕ ЛЕСА

3. Отбросы ухоженных лесов

Лес, который долго выращивался как нормальный ухоженный лес, но потом остался вне лесохозяйственной деятельности, например после включения в состав охраняемой природной территории. Во встречаемости гнилых деревьев в лесу имеется перерыв и самоизреживание надолго прерывалось. Древостой, возникший вследствие отдельных катастроф, направленных на древостой, можно классифицировать не менее чем как бесыскусственный лес.

4. Ухоженные леса

Эти леса можно сгруппировать на два класса:

4.1 Естественные ухоженные леса

Леса, которые, образовались естественно, но затем служили объектом нормального лесоводства.

4.2 Культурные ухоженные леса

Леса, которые образовались вследствие лесной культуры и ухаживаются.

5. Лесопарки

Леса, которые выращивались в качестве древесной колоннады для ландшафта или т.п. обстоятельств.

6. Парки

Объекты озеленения, в которых деревья посажены и часто не относятся к естественному видовому составу. К ним можно отнести также большинство арборетумов.

## Л И Т Е Р А Т У Р А

- Aaltonen, V.T. 1925. Metsikön itseharventumisesta ja puiden kasvutilasta luonnonmetsissä. (О самоизреживании насаждения и о занимаемом деревьями пространстве в естественных лесах; Referat: Über die Selbstabscheidung und den Wuchsraum der Bäume in Naturbeständen). - Commun. ex. Inst. Quaest. Forest. Finlandiae 9(5):1-20.
- Alho, P. 1968. Pohjois-Pohjanmaan metsien käytön kehitys ja sen vaikutus metsien tilaan. (Развитие использования лесов Северной Эстерботнии и его влияние на состояние лесов; Summary: Utilization of forests in North Ostrobothnia and its effects on their condition). - Acta Forestalia Fennica 89: 1-216.
- Arnborg, T. 1943. Granberget. En växtbiologisk undersökning av ett sydlappländskt granskogsområde med särskild hänsyn till skogstyper och föryngring. (Исследования по вопросам биологии растений в ельниках территории южной Лапландии, уделяя особое внимание на типы лесов и лесовозобновление; Zusammensetzung: Granberget. Ein pflanzenbiologische Untersuchung eines südlappländischen Fichtenwaldgebietes unter besonderer Berücksichtigung von Waldtypen und Verjüngung). - Norrländskt handbibliotek. 14:1-282, 1-16.
- Berg, E.V. 1859. Kertomus Suomenmaan metsistä. (Отчет о лесах Финляндии). - 63 pp. Helsinki. (also University of Helsinki. Department of silviculture. Research notes 63, 1988).
- Bråkenhielm, S (Пед.), 1982. Urskogar. Inventering av urskogsartade områden i Sverige. Del. 1. Allmän del. (Коренные леса. Инвентаризация коренных типов лесов в Швеции; Summary: Virgin forests - inventory of old natural forests in Sweden). - Naturvårdsverket, Rapport 1507: 1-108, 1 карта.
- Cajanus, W. 1913. Über die Entwicklung gleichaltriger Waldbestände. Eine statistische Studie. 1. (О развитии одновозрастных насаждений. Статистический анализ). - Acta Forestalia Fennica 3: 1-142, 1-10, 1-8.
- Heikinheimo, O. 1915. Kaskiviljelyn vaikutus Suomen metsiin. (Влияние подсечного хозяйства на леса Финляндии; Referat: Der Einfluss der Brandwirtschaft auf die Wälder Finnlands). - Acta Forestalia Fennica 4(2): 1-264, 1-149, 1-59.
- Högbom, A.G. 1934. Om skogseldar förr och nu och deras roll i skogarnas utvecklingshistoria. (О лесных пожарах раньше и сейчас и их роль в истории развития лесов). - Norrländskt handbibliotek 13: 1-101.

- Ilvessalo, Y. 1920. Kasvu- ja tuottotaulut Suomen eteläpuoliskon mänty-, kuusi- ja koivumetsille. (Таблицы прироста и доходности для сосняков, ельников и березняков южной части Финляндии; Referat: Ertragstafeln für die Kiefern-, Fichten- und Birkenbestände in der Südhälfte von Finnland). - Acta Forestalia Fennica 15(4): 1-91, 1-9.
- Ilvessalo, Y. 1920. Tutkimuksia metsätyyppien taksatoorisesta merkityksestä nojautuen etupäässä kotimaiseen kasvutaulujen laatimistyöhön. (Исследования таксационного значения типов лесов, опираясь в основном на отечественную работу по составлению таблиц прироста; Referat: Untersuchungen über die taxatorische Bedeutung der Waldtypen hauptsächlich auf den Arbeiten für die Aufstellung der neuen Ertragstafeln Finnlands fussend). - Acta Forestalia Fennica 15(3): 1-157, 1-51, 1-33, 1-25.
- Ilvessalo, Y. 1937. Perä-Pohjolan luonnonnormaalien metsiköiden kasvu ja kehitys. (Прирост и развитие первичных насаждений природы Крайнего Севера; Summary: Growth of natural normal stands in central North-Suomi (Finland).). - Commun. Instit. Forest. Fenniae 24: 1-168.
- Lampimäki, T. 1939. Nautakarjan laiduntamisesta metsämailla. (О пастьбе крупного рогатого скота на лесных пастбищах; Referat: Über die Waldweidegang des Rindviehs). - Silva Fennica 50: 1-106.
- Lappi-Seppälä, M. 1930. Untersuchungen über die Entwicklung gleichaltriger Mischbestände aus Kiefer und Birke. (Исследования развития одновозрастных сосновых и березовых насаждений). - Commun. Instit. Forest. Fenniae 15(2): 1-241.
- Leikola, M. 1987. Metsien luontainen uudistaminen Suomessa. I. Harsintahakkuiden ajasta harsintajulkilausumaan (1830-1948). (Естественное возобновление лесов в Финляндии. 1-ый том. Со времени выборочных прорубок до резолюции о выборочной рубке (1830-1948). - University of Helsinki. Department of silviculture. Research notes. 57:1-203.
- Leikola, M. 1987. Metsien hoidon aatehistoriaa. (Главные идеи в истории лесоводства Финляндии; Summary: Leading ideas in Finnish silviculture). Silva Fennica 21: 332-341.
- Lindholm, T. & Tuominen, S. 1989. Metsän luonnontilaisuuden arviointi puuston rakenteen ja siihen vaikuttavien tekijöiden avulla. (Оценка естественного состояния леса с помощью строения древостоя и влияющих на него факторов); (Sammandrag) - Metsähallitus SV: in press.: 1-51.
- Linkola, M. 1987. Metsä kulttuurimaisemana. (Лес в качестве культурного ландшафта; Summary: The forest as a cultural landscape). - Silva Fennica 21: 362-373.
- Linkola, M. 1988. Skogen som finländskt kulturlandskap. (Лес в качестве культурного ландшафта; Resume: The forest as a cultural landscape). Nord Nytt 33-34: 71-80.

- Lönnroth, E. 1925. Untersuchungen über die innere Struktur und Entwicklung gleichaltriger naturnormaler Kiefernbestände, basiert auf Material aus der Südhälfte Finnlands. (Исследования внутренней структуры и развитии одновозрастных и первичных сосновых насаждений на основе материалов Южной Финляндии). - *Acta Forestalia Fennica* 30(1): 1-269, 60 figures.
- Pöntynen, V. 1929. Tutkimuksia kuusen esiintymisestä alikasvoksina Raja-Karjalan valtionmailla. (Исследования встречаемости ели как нижнего яруса насаждения на государственных землях пограничной Карелии; Referat: Untersuchungen über das Vorkommen der Fichte (*Picea excelsa*) als Unterwuchs in den finnischen Staatwäldern von Grenz-Karelien) - *Commun. Inst. For. Fenniae* 36(1): 1-235.
- Rassi, P., Alanen, A., Kemppainen, E., Vickholm, M. & Väisänen, R. (ред.) 1986. Uhanalaisten eläinten ja kasvien suojelutoimikunnan mietintö. III. Suomen uhanalaiset kasvit. - *Komiteamietintö* 1985(43 III): 1-431. (Заключение комитета находящихся под угрозой исчезновения животных и растений. III. Находящиеся под угрозой исчезновения растения Финляндии. - Заключение комитета 1985 (43 III): 1-431).
- Rassi, P. & Väisänen, R. (ред.). 1987. Threatened animals and plants. *Komiteamietintö* 1985 (43): 1-82. (Находящиеся под угрозой исчезновения животные и растения. Заключение комитета, 1985 (43): 1-82).
- Runkle, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North-America. (Примеры нарушений в некоторых старых мезических лесов Северной Америки) - *Ecology* 63: 1533-1546.
- Saari, E. 1923. Kuloista etupäässä Suomen valtionmetsiä silmällä pitäen. Tilastollinen tutkimus. (О лесных пожарах в Финляндии, в основном, с точки зрения государственных лесов. Статистический анализ. Summary: Forest fires in Finland with special reference to state forest. Statistical investigation). - *Acta Forestalia Fennica* 26: 1-155.
- Sernander, R. 1932. Granskär och Fiby urskog. En studie över stormluckornas och marbuskarnas betydelse i den svenska granskogens regeneration. (Коренные леса в Граншер и Фибю. Исследование роли вызванных штормами прогалин и карликовых деревьев в возобновлении шведского ельника. Summary: The primitive forests of Granskär and Fiby. A study of the part played by storm-gaps and dwarf trees in the regeneration of the Swedish spruce forest). - *Acta Phytogeogr. Suecica* 8: 1-238.
- Sirén, G. 1955. The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology. (Развитие ельника на гумусовых пластах в Северной Финляндии и его экология) - *Acta Forestalia Fennica* 62(4): 1-408.

- Tikka, P.S. 1935. Puiden vikanaisuuksista Pohjois-Suomen metsissä. Tilastollis-metsäpatologinen tutkimus. (Об отклонениях деревьев в лесах Северной Финляндии. Статистический лесно-патологический анализ; Referat: Über die Schadhäftigkeiten der Bäume in den Wäldern Nord-Suomis (Finnlands). Eine statistisch-forstpatologische Untersuchung). - Acta Forestalia Fennica 41(1): 1-8, 1-371.
- Westoby, M. 1984. The self-thinning rule. (Правило самоизреживания) - Advances in Ecological Research 14: 167-225.



#### 4 ОСНОВНЫЕ СУКЦЕССИИ ЛЕСОВ И БОЛОТ ТЕРРИТОРИИ ЗАПОВЕДНИКА "КИВАЧ" В ГОЛОЦЕНЕ

О.Л. Кузнецов, Л.В. Филимонова, А.И. Максимов

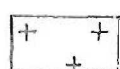
Заповедник Кивач расположен в Кондопожском районе Карельской АССР (61°40' с.ш., 34° в.д.) на берегах реки Суны, на которой в пределах заповедника находится знаменитый водопад Кивач. Заповедник основан в 1931 году, его площадь неоднократно менялась, сейчас она составляет 10460 га, а вместе с охранной зоной - ок. 17 тыс. га (Ивантер, Тихомиров, 1988).

Заповедник представляет собой эталон средней тайги, в котором леса занимают почти 90 %, болота 7 %, остальная площадь приходится на озера, реки, небольшие луга и поселок. В лесном покрове преобладают сообщества хвойных пород (74 %), из них сосновые леса составляют 42 %, еловые - 32 %. Остальная лесопокрытая площадь занята мелколиственными лесами, в основном вторичными. Из лиственных лесов наиболее распространены березняки (около 15 %), на осинники приходится около 7 %, имеются также участки сероольшанников и черноольшанников (Тихомиров, 1988).

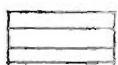
В заповеднике встречаются лесные сообщества с примесью липы (*Tilia cordata*), приуроченные к наиболее плодородным почвам у подножий сельг. Липа обычно представлена в подлеске группами высотой 3 - 5 метров, иногда встречаются деревья 80 - 100 летнего возраста высотой 18 - 20 метров. Вдоль ручьев на богатых влажных почвах произрастают отдельные экземпляры *Ulmus glabra* высотой 3 - 5 метров (Яковлев, 1973; Тихомиров, 1988).

Район заповедника имеет сложную геологическую историю, которая в значительной степени обусловила структуру его современных ландшафтов. Здесь распространены осадочно-вулканогенные породы среднего протерозоя, интрузии габбро-диабазов, с многочисленными тектоническими разломами, перекрытые различными по составу четвертичными отложениями мощностью от 0,5 - 1 до 5 - 10 метров. На территории заповедника на геолого-геоморфологической основе выделены следующие ландшафты: холмистая моренная равнина, озерно-ледниковая глинистая равнина, комплекс водно-ледниковых отложений и крупно-грядово-холмистый (сельговый) комплекс денудационно-тектонического генезиса (рис. 1). Каждый ландшафт имеет особенности в растительном покрове, характеризуется определенным набором типов лесов и болот (Яковлев, 1969; Тихомиров, 1988).

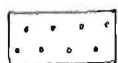
Для территории заповедника имеется 5 спорово-пыльцевых диаграмм озерно-болотных отложений, четыре из которых опубликованы (Елина, 1971, 1981; Филимонова, Еловичева, 1988), выполнена 12 радиоуглеродных датировок, проведено изучение стратиграфии 10 болот (более 40 разрезов), залегающих в различных формах рельефа. Сукцессии раститель-



Сельговый ландшафт денудационно-тектонического генезиса (полигенный рельеф)



Комплекс ландшафтов моренных и озерно-ледниковых равнин



Ландшафт водно-ледниковых (флювиогляциальных) отложений



Болото



Озеро

Рис. 1. Основные ландшафты заповедника Кивач (по: Ф. Яковлев, 1969, с изменениями).

ности суходолов реконструированы на основании палинологических и радиоуглеродных данных, а для водоемов и болот кроме того использован видовой состав макроостатков растений в торфах и сапропелях. На основании этих данных выполнена биостратиграфическая периодизация отложений изученных болот. При этом учитывались естественные границы между разнотипными слоями торфа, изменения степени его разложения, а также усредненные показатели линейного прироста торфа, рассчитанные Г.А. Елиной (Елина и др., 1984) для разных типов залежей для основных климатических зон по Блитт-Сернандеру.

В позднеледниковье в Заонежье существовал обширный водоем, имевший уровень воды на 57 - 67 м выше современных отметок Онежского озера (Девятова, 1986). Поэтому около 70 % территории заповедника было покрыто водой. За это время здесь сформировались озерно-ледниковые равнины донной аккумуляции, сложенные глинами и суглинками. В результате послеледникового подъема Балтийского щита произошло снижение уровня Онежского озера и уже к началу позднего дриаса (DR<sub>3</sub>) основная часть территории заповедника освободилась от воды. Однако трансрегрессивная деятельность этого водоема на протяжении всего голоцена оказывала влияние на гидрологический режим этого района. Полученные материалы позволили реконструировать историю развития растительности территории заповедника начиная с позднего дриаса и до настоящего времени.

В позднем дриасе (DR<sub>3</sub> 10900 - 10150 л.н.) в послеледниковых водоемах продолжалось отложение массивных глин со скоростью 1,7 - 2,7 мм/год, которое приводило к их дальнейшему обмелению. На свободных от воды участках в это время существовали лесотундровые березовые редколесья и кустарниково-зеленомошные тундровые сообщества из *Betula nana*, *Salix* sp., *Ericaceae*, *Bryales*. В их составе были представлены несколько видов *Lycopodiaceae* (*Diphazium complanatum*, *Huperzia selago*, *Lycopodium annotinum*, *L. dubium*, *L. lagopus*), а также *Polypodiaceae* и *Botrychium lunaria*. Значительные площади занимали перегляциальные растительные группировки с преобладанием *Artemisia* и *Chenopodiaceae*. Последние были представлены типичными видами незакрепленных грунтов (*Chenopodium album*, *C. polyspermum*, *C. viride*), ксерофитами (*Eurotia ceratoides*, *Kochia laniflora*), галофитами (*Atriplex kuzenevae*, *A. nudicaulis*, *Salicornia herbacea*, *Salsola kali*).

В пребореальный период (PB; 10150 - 9200 л.н.) здесь преобладали осветленные редкостойные березовые леса с хорошо развитым напочвенным покровом из папоротников (*Polypodiaceae*, в том числе *Athyrium filix-femina*, *Polypodium vulgare*), плаунов (*Lycopodiaceae*), разнотравья (*Asteraceae*, *Cyperaceae*, *Fabaceae*, *Poaceae*, *Polygonaceae*, *Ranunculaceae*), кустарничков (*Ericaceae*) и зеленых мхов (*Bryales*). Наряду с лесами сохранялись тундровые кустарниково-зеленомошные сообщества и перигляциальные группировки из *Artemisia* и *Chenopodiaceae* с примесью *Hippophaë*, *Ephedra*.

В бореальный период (ВО; 9200 - 7800 л.н.) в этом районе началось активное распространение сосновых лесов, они согосподствовали с березовыми, занимая высокие гряды с бедными маломощными почвами. Спорадически в подлеске встречались *Alnus*, *Corylus* и некоторые широколиственные породы, что связано с потеплением климата (Климанов, Елина, 1980). В целом бореальный период характеризовался сомкнутым лесным покровом. В бореале произошло значительное снижение уровня воды в остаточных водоемах, что было обусловлено подъемом земной коры, вызвавшим регрессию Онежского озера и изменение базиса эрозии территории (Девятова, 1986). Начавшееся в это время потепление климата привело к интенсивному развитию в обмелевших водоемах планктона и бентоса, вследствие чего в них началось накопление сапропеля ( $8680 \pm 60$  л.н.; ТА-1506;  $8130 \pm 120$  л.н.; ТА-1942), а на мелководьях распространились водные и прибрежно-водные сообщества (*Nymphaea*, *Nuphar*, *Phragmites*, *Sparganiaceae*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*). В связи с резким спуском водоемов во второй половине этого периода произошло заболачивание ряда освободившихся от воды участков озерно-ледниковой равнины. Здесь отложились небольшие пласты тростникового и березового низинных торфов, залегающие непосредственно на сапропелях. Причем в этих торфах еще встречаются остатки водных растений: *Typha*, *Nuphar*.

На одном из небольших болот, залегающем среди водно-ледниковых отложений, в конце бореального периода началось отложение сфагнового переходного торфа ( $8250 \pm 80$  л.н., ТА-890), который подстилается сапропелем (Елина, 1981).

В атлантический период (АТ, 7800 - 4900 л.н.) в растительном покрове этой территории доминировали леса, которые по своему составу и структуре приближались к южнотаежным. Как показали исследования, АТ-период был неоднородным, он по спорово-пыльцевым комплексам разделяется на три подпериода (АТ<sub>1</sub>, АТ<sub>2</sub>, АТ<sub>3</sub>), во время которых произошла серия сукцессий. В АТ<sub>1</sub>, начало которого датировано  $7830 \pm 100$  (ТА-1320), господствовали сосновые и сосново-березовые крупнотравные и зеленомошные леса, в них единично встречалась ель, а также *Ulmus*, *Corylus*, *Alnus glutinosa* и *A. incana*. В АТ<sub>2</sub> наметились уже некоторые пространственные различия в растительном покрове: в крупно-грядовом ландшафте наряду с сосновыми и сосново-березовыми лесами значительную роль стали играть елово-сосновые леса. На озерно-ледниковых и моренных равнинах продолжали господствовать сосновые и березовые леса с небольшим участием ели. Такое различие определялось скорее всего эдафическим фактором: более богатыми почвами в крупно-грядовом ландшафте с карбонатными и основными горными породами. Из широколиственных пород в АТ<sub>2</sub> здесь встречались *Ulmus*, *Quercus*, *Tilia*. В АТ<sub>3</sub> господствующими на территории заповедника становятся сосново-еловые южнотаежные леса.

В АТ-период началось активное заболачивание обмелевших водоемов в пределах озерно-ледниковой равнины с распространения тростниковых, хвощовых, древесно-тростниковых, гипновых и сфагновых эвтрофных фитоценозов. За атлантический период на болотах отложилось от 1,25 до 3 метров

торфа, скорость торфонакопления была довольно высокой - 0,58 - 0,92 мм/год. Развитие болот сопровождалось довольно частыми сукцессионными сменами, о чем свидетельствует стратиграфия торфяных залежей. Так, например, во второй половине АТ-периода на болоте Чечкино на месте хвощовых распространились шейхцериевые евтрофные сообщества, на болоте Мошкарное - хвощовые сообщества сменились осоковыми и осоково-гипновыми. Заболачивание в водно-ледниковом рельефе началось во второй половине АТ-периода с мезотрофных шейхцериево-сфагновых, хвощовых и древесно-тростниковых ценозов, причем отложенные ими торфа залегают на маломощных сапропелях или непосредственно на глинах.

Большинство остаточных водоемов в течение АТ-периода на территории заповедника превратились в болота, а в сохранившихся озерках продолжалось накопление сапропеля.

Суббореальный период (SB, 4900 - 2500 л.н.) начался резким похолоданием (Климанов, Елина, 1980), что привело к значительным изменениям растительного покрова. В лесах уменьшилось количество ели и широколиственных пород. Потепление во второй половине SB-периода привело вновь к увеличению значения ели в лесах и распространению еловых и сосново-еловых зеленомошных лесов на территории заповедника. Участие широколиственных пород несколько увеличилось, хотя уже не достигало уровня, наблюдавшегося в АТ-период. В конце SB-периода вновь наблюдалось некоторое похолодание, которое привело к понижению участия ели и широколиственных пород в лесах.

В SB-период продолжалось развитие болот на этой территории. Произошла значительная перестройка их растительности, связанная с похолоданием и уменьшением влажности (Климанов, Елина, 1980), а также снижением уровня Онежского озера и базиса эрозии территории (Девятова, 1986). Это обусловило широкое распространение на болотах, расположенных в пределах озерно-ледниковой равнины и в межгрядовых котловинах сельгового комплекса древесно-травяных (с тростником, вахтой трехлистной, хвощами) евтрофных фитоценозов, для которых характерны более низкие уровни грунтовых вод по сравнению с травяными и травяно-гипновыми сообществами. В центральных частях этих болот (Чечкино, Мошкарное, Березовое) сохранялись также и безлесные травяные участки, где отлагались тростниковый, осоковый, осоково-вахтовый, осоково-сфагновый низинные торфа. На болоте Длинное в середине SB-периода полностью заторфовалось остаточное озерко, на слое сапропеля начал накапливаться сфагновый переходный торф. На болотах, залегающих среди бедных водно-ледниковых отложений, в суббореальный период в центральных частях сохранялись топяные шейхцериево-сфагновые мезотрофные сообщества, а на более дренированных окрайках распространились пушицево-сфагновые и сфагновые (со *Sphagnum magellanicum*) мезоолиготрофные и олиготрофные фитоценозы. Скорость торфонакопления в SB-период была минимальной за весь период голоцена (0,33 - 0,54 мм/год), за это время на болотах отложилось 0,75 - 1,25 м торфа.

Субатлантический период (SA, 2500 л.н. - настоящее время) разделяется обычно на два подпериода: SA<sub>1</sub> и SA<sub>2</sub>. В SA<sub>1</sub> на исследованной территории по-прежнему господствовали еловые и сосново-еловые среднетаежные леса с незначительным участием березы, ольхи и единичным присутствием в древостоях широколиственных пород. Во второй половине SA-периода, судя по характеру спорово-пыльцевых спектров растительность по составу становится близкой к современной. Сельги и вершины озов заняли сосновые и елово-сосновые леса с примесью березы, на их склонах и на моренных холмах сохранились ельники чернично-зеленомошные, а в логовидных понижениях - ельники крупнотравные с *Alnus glutinosa*, а также небольшой примесью *Tilia cordata* и *Ulmus glabra* в подлеске. Такие экологические ряды лесных биогеоценозов сейчас хорошо представлены на территории заповедника. Болота в пределах озерно-ледниковой равнины и в сельговом комплексе до настоящего времени остались, в основном, на эвтрофной фазе развития. В связи с изменением их гидрологического и гидрохимического режима произошли значительные сукцессии в их растительном покрове: сократилась роль облесенных сообществ, на их месте распространились осоковые и осоково-травяные. В последнем тысячелетии началось активное поселение сфагновых мхов на этих болотах, к настоящему времени здесь сформировались кочковато-топяные комплексы со сфагновыми кочками и осоковыми или осоково-гипновыми межкочьями.

На болотах среди моренных и водно-ледниковых отложений, вышедших из-под влияния грунтовых вод, в субатлантический период распространились кустарничково-сфагновые (со *Sphagnum fuscum*, *S. angustifolium*, *S. magellanicum*) с редкой сосной, пушицево- и шейхцериево-сфагновые омбротрофные сообщества (со *Sphagnum balticum*, *S. majus*) и их комплексы, а на окрайках - сосново-кустарничково-сфагновые сообщества. В зонах влияния грунтовых вод на этих болотах продолжают существовать мезотрофные осоково-сфагновые и древесно-травяно-сфагновые сообщества. Скорость торфонакопления в SA-период значительно колебалась: на низинных болотах - 0,38 - 0,96 мм/год, на переходных и верховых - 0,42 - 1,25 мм/год; всего за этот период отложилось на разных участках болот от 0,5 до 2,75 м торфа.

Антропогенное воздействие на современную территорию заповедника до его организации на протяжении ряда веков было локальным: здесь проводились выборочные рубки, жгли уголь, добывали медную руду, расчищали участки под сенокосы, прокладывали дороги. Вследствие этого изменился состав и соотношение коренных типов леса, появились луговые сообщества, мелколиственные и смешанные леса. По мнению А.А. Тихомирова (1988) большое влияние на состав лесов заповедника оказали пожары, частые здесь до установления заповедного режима. Сейчас в заповеднике широко распространены пирогенные боры: сосняк вересково-брусничный зеленомошно-лишайниковый, сосняк чернично-брусничный лишайниково-зеленомошный. Травяно-кустарничковый покров этих боров сильно обеднен по сравнению с невыгоревшими участками.

В настоящее время в заповеднике заложена система пробных площадей (более 50) по 0,2 га и 10 экологических профилей, на которых с 1978 года начаты наблюдения за сукцессиями растительного покрова (Пааль, 1983). Они охватывают все основные типы ландшафтов заповедника. Результаты всех исследований в заповеднике отражаются в ежегодных "Летописях природы".

## Л И Т Е Р А Т У Р А

- Девятова Э.И. 1986. Природная среда и её изменения в голоцене (Побережье севера и центра Онежского озера). Петрозаводск, 106 с.
- Елина Г.А. 1971. Корреляция спорово-пыльцевых спектров голоцена Карельской АССР, Ленинградской области и Финляндии. В кн.: Палинология голоцена. М. С. 91-104.
- Елина Г.А. 1982. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л. 156 с.
- Елина Г.А., Кузнецов О.Л., Максимов А.И. 1984. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л., Наука. 128 с.
- Ивантер Э.В., Тихомиров А.А. 1987. Заповедник Кивач. - В кн.: Заповедники европейской части РСФСР. Ч. I / под общ. ред. В.Е. Соколова, Е.Е. Сыроечковского. М. С. 100-128.
- Климанов В.А., Елина Г.А. 1980. Палеоклимат Северо-Запада европейской части СССР в голоцене. - Докл. АН СССР, т. 252, № 2, с. 419-423.
- Пааль Я.Л. 1983. Дискретность и непрерывность растительности средней тайги (на примере напочвенного покрова заповедника "Кивач"). Автореф. дисс. канд. биол. наук, Тарту, 19 с.
- Тихомиров А.А. 1988. Растительность и флора заповедника "Кивач". - В кн.: Флористические исследования в Карелии. Петрозаводск.
- Филимонова Л.В., Еловичева Я.К. 1988. Основные этапы развития растительности лесов и болот в голоцене на территории заповедника Кивач. В кн.: Болотные экосистемы Европейского Севера. Петрозаводск. С. 94-109.
- Яковлев Ф.С. 1969. Географические комплексы заповедника "Кивач". - В кн.: Труды заповедника "Кивач". Вып. 1, с. 3-21.
- Яковлев Ф.С. 1973. Сообщества с широколиственно-лесными элементами на северной границе их ареала. В кн.: Труды заповедника "Кивач". Вып. 2., с. 32-39.



## 5 ОХРАНА И СУКЦЕССИЯ ВИДОВОГО СОСТАВА ЛЕСОВ

Рауно Вайсянен

### 1 В В Е Д Е Н И Е

Основной целью охраны природы является сохранение многообразия природы. Основание охраняемых природных территорий является наиболее значительным способом достижения этой цели. Однако территориальная охрана не всегда гарантирует сохранение первоначального видового состава. В особенности виды, связанные с определенным этапом сукцессии, являются проблематичными, и их эффективная охрана невозможна без целенаправленного ухода за охраняемыми территориями.

Когда в Финляндии выяснили, какие виды находятся под угрозой исчезновения с территории вследствие деятельности человека, обнаружили, что таких видов много, в особенности в различных лесах (Rassi и др. 1986 г., Rassi и Väisänen 1987 г.) Особенно значительными группами живых организмов в этом отношении являются беспозвоночные животные, грибы и споровые растения (Таблица 1).

Таблица 1. Количество находящихся под угрозой исчезновения видов по группам живых организмов в лесах разных типов согласно Рассаи и др. (1986).

	Коренные леса	Роши и листвен- ные леса	Леса на горных хребтах	Гари	Лесов итого	Все среды сущест- вования
Позвоночные	4	5	1	0	17	69
Беспозвоночные	72	89	7	13	200	402
Сосудистые растения	0	19	7	0	34	182
Мхи и водо- росли	10	12	0	0	26	131
Грибы и лишайники	49	119	0	0	181	267
Итого	135	244	15	13	458	1051

Общие черты сукцессии лесов сравнительно хорошо известны, по крайней мере в части сосудистых растений, хотя все еще существуют принципиальные разности в точках зрения даже относительно общего хода сукцессии (например Finegan, 1984 г.). Но удивительно мало знают о том, какие этапы сукцессии являются с точки зрения охраны природы центральными, например, для тысяч видов насекомых (Heliövaara и Väisänen, 1984 г.) или для мелких грибов. Из этих групп живых

организмов можно косвенно вывести предварительные заключения на основании структуры окружающей среды и имеющихся в распоряжении ресурсов.

В некоторых исследованиях (Biström и Väisänen, 1988 г., Niemelä и др., 1988 г.) сопоставили многообразие видового состава животных в разновозрастных лесах с его составом, но разность между местами сказывается на результаты. Лишь в редких случаях исследовали длительные воздействия определенных лесоводческих мероприятий на видовой состав животных в одном месте, причем изменения в видовом составе смогли бы рассматриваться во время сукцессии после, например, рубки или выжигания леса (например Huhta и др., 1967 г.).

## 2 ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ В РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ЛЕСАХ

Относительные количества видов разных групп живых организмов значительно отличаются друг от друга во время сукцессии. Согласно проведенным на Британских островах исследованиям количество видов сосудистых растений наибольшее довольно рано в начальной стадии сукцессии, а максимальное количество видового состава грибов и некоторых отрядов насекомых, в свою очередь, достигается лишь по истечении явно длительного времени, через много лет (Southwood и др., 1979 г.). Хотя результаты этих исследований нельзя как таковыми приобщить для условий тайги, но по-видимому в основных чертах они имеют такое же направление и могут приблизительно применяться для условий тайги.

Такого же типа представление было высказано касательно канадских лесных насекомых (McLeod, 1980): количество видов увеличивается в течение нескольких лет, достигает своего максимума и начинает медленно уменьшаться. Достижение максимума требует тем больше времени, чем больше площадь данной территории, и на больших территориях максимум достигает более высокого уровня, чем на небольших. На это сказываются особенно распространительно-экологические факторы. На небольших территориях количество окраинных районов тоже относительно больше. Виды, нуждающиеся в тенистом и влажном микроклимате, являются в этом отношении наверно более требовательными, а на небольших охраняемых территориях едва ли встречаются виды темного коренного леса. При сопоставлении насекомых и грибов можно на основе их способов распространения вывести такое приблизительное заключение, что для грибов, которые эффективно распространяются с помощью спор, особенно важно качество среды обитания, а для насекомых, в свою очередь, помимо свойств среды обитания также дальность и размер подходящих лесных полос имеют весьма центральное значение для их видового многообразия.

Почему тогда кажется, что количество видов грибов и насекомых в лесу увеличивается гораздо дольше, чем количество видов сосудистых растений? В качестве самого обосновательного объяснения можно высказать, что по мере повышения возраста леса имеется все больше разлагающейся

древесины (до определенных пределов) и, следовательно, первоначально скудные разлагающие организмы становятся более обильными и разнообразными только значительно позже, чем сосудистые растения и живущие на них виды.

По мере продвижения сукцессии также вертикальное строение леса становится более многообразным. "Архитектура" леса оказывает центральное влияние на обилие и количество видов разных групп насекомых (Lawton, 1983). На определенном этапе лес является как достаточно укрытым, так и достаточно светлым и теплым для весьма многих видов насекомых. Также после этого в лесах появляются новые виды, но с замедляющимся темпом и с одновременным отступлением видов, любящих открытые места.

Видовые изменения зеленых растений и сседающих их травоядных во время сукцессии считались прекрасным объектом исследования взаимодействия растений и насекомых на уровне сообщества (Brown, 1985). Стратегии оборота жизни видов насекомых тесно связаны со строением растительности среды обитания. Во время сукцессии не только растения оказывают влияние на развитие фауны, а также животные обрабатывают ход сукцессии растений. Травоядные насекомые влияют на возможность существования, рост и потенциал прибавления растений. На уровне сообщества воздействие насекомых, замедляющее сукцессию растений, может сравниваться с соответствующим воздействием позвоночных.

Большое затруднение для исследования видового многообразия вызывают как большие разницы между разными группами организмов, так и воздействия даже небольших разниц качества окружающей среды на видовой состав. Одновременное выяснение всех групп организмов является трудоемким. Содержание питательных веществ, микроклимат и многие биотические факторы могут повлиять на видовой состав (и сукцессию) больше, чем лишь возраст леса.

### 3 НАХОДЯЩИЕСЯ ПОД УГРОЗОЙ ИСЧЕЗНОВЕНИЯ ВИДЫ В РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ЛЕСАХ

С точки зрения охраны природы в сущности центральным положением не является то, какая величина видового многообразия определенной территории, а сколько там обитает видов, находящихся под угрозой исчезновения. Принятие как видового многообразия, так и находящихся под угрозой исчезновения видов за основу охраны связано с площадью изученной территории. В принципе стремятся к глобальной охране как можно большего общего количества видов. Большое количество видов на определенной территории не означает, что встречающиеся там виды имели бы особое значение с точки зрения совокупности, между тем единственное место обитания любого вида всегда достойно охраны. Рассматривая угрозу исчезновения, решаются те проблемы масштаба, которые возникают при учете только количества видов. На определенной, рассматриваемой территории внимание обращается на виды, наиболее срочные с точки зрения охраны именно там,

причем местные и общие цели охраны видового состава главной частью интегрируются.

В финском лесу имеется два этапа сукцессии, с которыми непосредственно связано большое количество находящихся под угрозой исчезновения видов. Старый лес, коренной лес, в котором много гниющих деревьев и очень развиты разлагающие организмы, является важнейшим объектом охраны и исследования. Сгоревший лес сразу после пожара предоставляет среду для существования многих жесткокрылых жуков и клопов. Некоторые виды живут грибами сгоревших деревьев. Большинство этих видов в Финляндии исчезнуло, некоторые из них исчезли уже давно, из-за уменьшения лесных пожаров. Также мозаика сгоревших лесов и коренных лесов имела значение для видового состава, так как по крайней мере некоторые жесткокрылые жуки коренных лесов любят частью сгоревшие стволы.

Третий этап сукцессии леса, имеющий значение с точки зрения охраны видового состава - этап лиственных деревьев. На этапе лиственных деревьев видовое разнообразие леса большое, хотя там еле-еле существуют находящиеся под угрозой исчезновения виды. Вместо этого, этап лиственных деревьев значительно влияет на многообразие старого леса, который будет развиваться через десятилетия после этого. Видовой состав организмов старых гниющих деревьев (насекомые, моллюски, грибы, мхи) обладает большим разнообразием. Соответственно в старых лесах, где лиственные деревья удалены на начальном этапе сукцессии, существует лишь часть коренных видов, имеющих центральное значение с точки зрения охраны.

Все этапы развития леса по своему видовому составу существенно не страдали от интенсифицирующей человеческой деятельности. Общий видовой состав молодых и средневозрастных лесов существенно, наверно, не изменился, и их видовое разнообразие по сути дела не уменьшилось. Поскольку, например, количество видов насекомых находится на наиболее высоком уровне в молодых лесах, в сопоставительных исследованиях (в т.ч. Biström и Väisänen, 1988) обнаружили, что количество видов в полевом слое и почвенном слое старых лесов меньше, чем молодых и ухоженных лесов. Такие результаты получили с использованием разных методов (pitfall, dry funnel, отсеивание, кошель и др.): следовательно, старый естественный лес кажется весьма скудным.

Только изучение организмов, разлагающих древесину, вскрывает важнейший объект охраны старых лесов - в обильном количестве многообразная гниющая древесина. В видовом составе насекомых, обитающих в гниющем дереве, различили четыре этапа (Ehnström и Wallden, 1987). Во время первого короткого этапа древесную кору едят в особенности короеды, многие из которых стали распространяться как вредители покрытого корой лесотовара в хозяйственных лесах. За этим следует группа насекомых, едящих кору и поверхностные слои древесины - этап, который длится несколько лет. В эту группу входят также некоторые виды, находящиеся под угрозой исчезновения. Третий, длящийся десятилетиями этап имеет наибольшую важность с точки зрения охраны. На этом

этапе в разложении собственно древесины участвуют многие типичные виды насекомых коренных лесов. На последнем этапе, по мере разложения древесины, сообщество дереворазлагающих организмов постепенно заменяется почвенными организмами.

Хотя в различных гниющих деревьях обитает весьма богатый видовой состав, его количественное исследование затруднено. Окорка и ломка стволов не только медленная, но с точки зрения охраны в некоторой степени находящаяся под сомнением работа. В заповедниках Финляндии посредством оконных ловушек вблизи гниющих или сухостойных стволов получили интересные виды насекомых без нанесения ущерба окружающей среде. Однако, и эти образцы являются качественными и трудно сопоставимыми друг с другом.

#### 4 ПРОБЛЕМЫ УХОДА ПРИ ОХРАНЕ ВИДОВОГО СОСТАВА

На южно- и гемибореальной территории охраняется лишь 0,07 % лесной площади. Такая площадь вряд ли достаточна для обеспечения сохранения всего видового состава даже кратковременно, так что увеличение количества и площади охраняемых территорий можно считать первостепенной и скорейшей задачей по охране старых лесов.

Однако старые леса имеются и вне охраняемых территорий. Некоторые виды, находящиеся под угрозой исчезновения, могут существовать и в хозяйственных лесах, если при их уходе соблюдают определенные принципы охраны природы. "Умышленно неухаживаемый" хозяйственный лес, где оставили гниющие стволы, поврежденные гнилью деревья, сухостой и смешанные виды деревьев, имеет многосторонний видовой состав и не вызывает существенные дополнительные затраты для лесопроductии.

На собственно охраняемых территориях постепенное изменение соотношения древесных пород (в т.ч. помимо воздействий загрязнения атмосферы) вызывает проблемы сохранения видового состава. Ель завоевывает площадь у лиственных пород и сосны. Если за охраняемыми территориями не ухаживают, присущий им видовой состав лиственных пород может постепенно исчезать. В Финляндии, в качестве первой помощи, должны были уже прибегнуть к пересадке осины обратно в лес с целью обеспечения сохранения ценного видового состава насекомых на территории Хирвихаара в Мянтсяля. В будущем такая пересадка древесных пород может во многих областях оказаться рутинным мероприятием, повторяющимся время от времени.

Плановый уход за лесами методом выжигания обеспечивает существование разновозрастных природных этапов сукцессии, а также нахождение гнилой древесины и в будущем. Сжигание смогло бы в некоторых районах оживить также части т.н. видового состава сожженной местности. Уход за охраняемыми территориями методом сжигания по участкам небольшой площади является обыкновенным мероприятием в национальных парках Северной Америки. В Финляндии, где охраняемые леса

небольшие, может быть, смогли бы сжечь хозяйственные леса, расположенные поблизости охраняемых территорий, с целью начала сукцессии и возвращения природного состояния. Эти территории смогли бы в будущем включить в состав охраняемых лесных территорий. Также некоторые районы национальных парков, находящиеся в хозяйственном пользовании, смогли бы таким образом вернуть в природное состояние.

## 5 ПОТРЕБНОСТЬ В ИССЛЕДОВАНИИ

Биологическое исследование по охране природы лесов проводилось в удивительно малой степени в Финляндии, где хозяйственное использование лесов изучалось даже очень много. Как выяснилось из вышеизложенного, требуется очень много методического исследования как для инвентаризаций видового состава, так и для ухода за территориями. Не хватает сведений даже на основном уровне. Недостаточны знания таксономии и видового состава некоторых групп насекомых (Diptera, Hymenoptera) и грибов, следовательно, эти значительные группы не могут быть учтены при охране видового состава. Примером можно взять многие длинноусые и мухи, живущие либо гниющей древесиной или грибницей и имеющие в лесной экосистеме весьма значительную роль в качестве разлагателей (например Яковлев, 1988).

Требования к среде обитания видового состава в большинстве случаев известны так плохо, что пока невозможно на основе строения леса и имеющегося в распоряжении древесного материала (если бы таковые сведения имелись) с уверенностью оценить, имеет ли вид предпосылки для существования на определенной территории. Обычно не знают даже и того, какой жизнеспособный наименьший размер популяции определенного вида и какая наименьшая площадь леса потребуется для его сохранения. Только аутоэкологическое исследование в сочетании со структурными характеристиками лесов и обширные инвентаризации (питательных) ресурсов в разных частях исследуемой территории обеспечили бы возможность эффективной охраны видового состава. С целью развития сети охраняемых территорий помимо требований к среде обитания нужны также сведения об экологии распространения и соотношениях популяций.

## Л И Т Е Р А Т У Р А

- Biström, O & Väisänen, R. 1988. Ancient-forest invertebrates of the Pyhän-Häkki national park in Central Finland. (Беспозвоночные в коренных лесах национального парка Пюхян-Хякки в Средней Финляндии). - Acta Zool. Fennica 185: 1-69.
- Brown, V. K. 1985. Insect herbivores and plant succession. (Травоядные насекомые и сукцессия растений). - Oikos 44: 17-22.
- Ehnström, B. & Wallden, H. W. 1986. Faunavard i skogsbruket. Del 2 - Den lägre faunan. (Уход за фауной в лесном хозяйстве. 2-ой том. Нижняя фауна) - 352 p. Skogsstyrelsen, Jönköping.
- Finegan, B. 1984. Forest succession. (Сукцессия лесов). - Nature 312 (Nov.): 109-114.
- Niemelä, J., Haila, Y., Halme, E., Lahti, T. & Punttila, P. 1988. The distribution of carabid beetles in fragments of old coniferous taiga and adjacent managed forest. (Распределение жужелиц волосатой во фрагментах тайги со старыми хвойными лесами и в смежном ухоженном лесу). - Ann. Zool. Fennici 25: 107-119.
- Heliövaara, K. & Väisänen, R. 1984. Effects of modern forestry on northwestern European forest invertebrates: a synthesis. (Воздействия современного лесного хозяйства на беспозвоночные лесов северо-западной части Европы: синтез.) - Acta Forest. Fennica 189: 1-32.
- Huhta, V., Karppinen, E., Nurminen, M. & Valpas, A. 1967. Effect of silvicultural practises upon arthropod, annelid and nematode populations in coniferous forest soil. (Воздействие лесоводческих методов на популяции членистоногих, кольчатых и круглых червей в почве хвойных лесов). - Ann. Zool. Fennici 4: 87-143.
- Lawton, J. H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. (Растительная архитектура и разнообразие насекомых-фитофагов). - Ann. Rev. Entomol. 28: 23-39.
- McLeod, J. M. 1980. Forest, disturbances, and insects. (Лес, нарушения и насекомые). - Can. Entomol. 98: 10-27.
- Rassi, P. и др. 1986. Uhanalaisten eläinten ja kasvien suojelutoimikunnan mietintö. I. Yleinen osa. Komiteanmietintö 1985:43(1):1-111. (Заключение комитета охраны находящихся под угрозой исчезновения животных и растений. I. Общая часть. - Заключение комитета 1985:43(1):1-111).



## 6 ИССЛЕДОВАНИЕ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В ЗАПОВЕДНИКАХ ЭСТОНСКОЙ ССР

Ю. Кукк

Заповедники в Эстонии - подходящий объект для исследования динамики растительности по ряду причин: 1) они охватывают более или менее все геоботанические районы и характерные природе Эстонии растительные формации, 2) хозяйственная деятельность человека здесь ограничена и находится под контролем, 3) имеются свои научные кадры и созданы условия для работы ученым из других учреждений.

Тематика во многом связана с природными особенностями и целями заповедника, поэтому целесообразно коротко охарактеризовать их. В Эстонии имеется 5 заповедников и один национальный парк.

Из ботанических - несомненно, самый большой интерес представляет Вийдумяэский заповедник в западной части острова Сааремаа, созданный для охраны редких и реликтовых видов растений (их там 50) и сообществ (например, дубово-сосновый лес и ключевое болото) и для исследования их состояния и изменений в них.

Матсалуское водно-болотное угодье является самым богатым по сосредоточению водных и болотных птиц в Балтийском регионе, а также территорией с крупнейшими зарослями тростников и с разнообразной береговой и лесолуговой растительностью.

Вилсандиский заповедник - также место обитания многих морских птиц, в частности гаги. Из ботанических сообществ представляют интерес альвары и растительность островков и берегов.

Нигулаский заповедник создан для сохранения древнего болотного массива и изучения процессов заболачивания.

Эндлаский заповедник создан также в целях охраны болотных экосистем, имеющих большое водоохранное значение. Более чем столетние исследования водного режима, образования болот и сложения торфяной залежи на территории предоставляют возможность рекомендовать заповедник в качестве эталона международного значения.

Лахемааский национальный парк расположен на северном берегу Эстонии и представляет интерес как территория с уникальной природой и культурой. Для изучения изменений растительного покрова там выделено 5 резерватов, располагающихся, главным образом, в сосновых борах и на верховых болотах.



Учитывая такие природные предпосылки, объектами ботанического исследования являются следующие три крупные формации: 1) болота и верховые болота, 2) боры и 3) острова, островки и береговая полоса моря.

На болотах заповедников изучают процессы двоякого рода. Во-первых, влияние осушения на вегетацию болот. Мелиорация, проведенная перед созданием заповедников и вне их границ, влияет до сих пор на их растительный покров. Анализы, сделанные в Вийдумяэском заповеднике, указывают на изменения в видовом составе ключевого болота. Редкое сообщество схенуса ржавого и ситника подузловатого стало сменяться сообществом с доминированием молинии голубой чем ближе к каналу, тем интенсивнее. Изменяется микрорельеф, уменьшается покрытие кустарничково-травяного яруса и видовое обилие и начинают исчезать редкие виды *Juncus subnodulosus*, *Gymnadenia odoratissima*, *Pinguicula alpina* и *Rhinanthus osiliensis*. Для сохранения редких сообществ и видов растений ключевого болота при помощи шлюзовых регуляторов; составлен проект рекультивации выработанных торфяников в клюквенные болота.

В Нигуласком заповеднике в целях наблюдения за изменениями растительного покрова, подверженного влиянию осушения, в 1972 году были описаны 56 профилей для анализа и одна геоботаническая трансекта длиной 165 м. Наблюдение за ними и анализ в течение длительного времени должны объяснить размах и скорость облесения краев верховых болот и протекание этого процесса.

Второй процесс, изучаемый в Нигуласком заповеднике в течение 20 лет - заболачивание лесов на минеральных островках, расположенных посреди болот. Два более высоких из них пока покрыты широколиственным лесом и ельником-черничником. Так как с верхового болота вода стекает на расположенные относительно низко острова, на краях островов отмечается заболачивание минеральной почвы и можно различить некоторые переходные зоны между лесом и верховым болотом. Островки, расположенные ниже, уже покрыты болотным лесом или лесом засох. В целях наблюдения за сукцессиями отмечены и описаны 3 геоботанические постоянные трансекты, где последовательно расположены постоянные квадраты размером 5 x 5 м. Квадраты картографированы в масштабе 1:100. Описание проводят через 10 лет. Повторные описания показали, что расширение мочажинного болота и пояса древесно-кустарничкового болота составляет от 5 до 20 м на восточном краю островков. Обедняется видовой состав леса снытевого типа, который превращается в папоротниковый и постепенно развивается в сторону заболоченных типов местопроизрастания. Редет древостой и возобновление становится слабым.

Исследования динамики лесных сообществ проводят, главным образом, в Лахемааском национальном парке и в Вийдумяеском заповеднике и разделяются на 3 основные группы: 1) исследование естественного возобновления леса, 2) возобновление растительного покрова после природных катастроф, 3) влияние повреждений, причиненных лосями, кабаном и насекомыми.

Естественное возобновление древостоя изучают на заложенных в 30-ых годах пробных площадках в сосняках брусничном и лишайниковом. Сравнивается и развитие лесных культур на природных землях и на гарях. Третья тема, связанная с этими старыми опытными деланками, включает наблюдения за повреждениями сосново пяденицы (*Bupalus piniarius*) за последние 50 лет.

В 1969 году в результате бури погиб старый сосновый бор в Вийдумяэ. Ученые решили использовать эту природную катастрофу для исследования естественного возобновления леса. Одну площадку оставили полностью необработанной. На территории с буреломом заложили 5 постоянных квадратов. Интересно отметить, что после бури заметно повысилась численность редких видов горошка кашубского и остролодочника волосистого - вероятно, из-за улучшения световых условий.

Однако создание заповедников вызвало и проблемы, для решения которых пришлось разработать новые проекты исследования. Одна из проблем - повреждение сосняковых молодняков лосями. Исследования провели в Лахемаа. С созданием национального парка здесь прекратили как проведение сплошных рубок, так и посадку новых культур. Зимняя кормовая база лосей уменьшилась, и лоси стали поедать молодняки сосны. Молодняк отчасти погиб, а частью стал редким. В ходе исследований установили оптимальную площадь населения лосей, животных стали также подкармливать.

В Вийдумяеском заповеднике проблемой стали кабаны, любимым объектом питания которых являются находящиеся под охраной орхидные, прежде всего из родов *Dactylorhiza*, *Orchis* и *Gymnadenia*. В результате роющей деятельности кабанов разрушена горизонтальная структура растительных сообществ и уничтожены целые ценопопуляции орхидных. Для уменьшения вреда, причиняемого охраняемым сообществам и видам растений, необходимо уменьшить численность кабанов по меньшей мере наполовину и оградить места массового распространения орхидных.

Третий обширный район исследований - морские островки. Они имеются как в пределах Лахемааского национального парка, так и в пределах Матсалуского заповедника, больше всего их в Вилсандиском заповеднике, который расположен на 104 островках разного размера. Эта территория вдается дальше всего в открытое море и характеризуется самым быстрым поднятием суши из моря, поэтому она самая подходящая для изучения генезиса флоры и вегетации. На островках работала длительное время ботаник Х. Ребассоо, она изучила особенно подробно 57 островков. На основе развития расти-

тельного покрова островки разделены на 6 групп. Население в настоящее время имеется только на о. Вилсанди. В прежние годы ею изучен генезис растительного покрова и морских островков Северной Эстонии и Матсалуского заповедника.

Резко выраженный морской климат в Эстонии и малая заселённость - главные причины, почему о. Вилсанди выбран эталоном экологического мониторинга. С этой целью там отмечены 2 комплексных профиля 2 постоянных квадрата размером 50 x 50 м, один в лесу, другой на альваре.

Наконец необходимо остановиться и на исследованиях динамики ценопопуляций редких видов растений на постоянных площадках в Вийдумяэском заповеднике. Наблюдения проводятся там с 1961 года постоянно. Объектами ежегодных фенологических наблюдений являются следующие виды: на ключевых болотах *Juncus subnodulosus*, *Rhinanthus osilien-sis*, *Pinguicula alpina*, *Gymnadenia odoratissima*; в лесах *Taxus baccata*, *Hedera helix*, *Oxytropis pilosa*, *Vicia cassubica*; в лесолугах *Sorbus rupicola*, *Hypericum montanum*, *Vicia lathyroides* и орхидные. По новой методике в 1983 г. была заложена фенотрасса размером 50 x 300 м и проведено точное флористическое картографирование. Это повторяется через каждые 10 лет. В 1981 г. заложены постоянные площадки для изучения биологии и естественного возобновления 5 редких видов: *Cephalanthera longifolia*, *Hypericum montanum*, *Vicia lathyroides*, *Vicia cassubica* и *Oxytropis pilosa*.

В конечном счете изменения растительного покрова, происходящие в заповедниках Эстонии, можно разделить на следующие группы:

- 1) природные сукцессии, которые более четко проявляются:
  - а) в заболачивании минеральных островков;
  - б) в генезисе растительного покрова морских островков;
- 2) т.н. полуприродные сукцессии и флуктуации, которые связаны с косвенным влиянием человека и животных;
  - а) влияние осушения, проводимого вне пределов заповедников, на растительный покров заповедника;
  - б) влияние повреждений лосей и кабанов;
- 3) Следует отметить и изменения, вызванные прямой деятельностью человека, в основном вытаптыванием. Исследования флуктуаций и микросукцессий, проведённые в 3 заповедниках Эстонии для выяснения влияния вытаптывания, дали возможность определить предельно допустимые нагрузки посещения для заповедников.

Помимо научной важности такого рода исследования служат основой для регулирования или исключения антропогенного воздействия на охраняемых территориях.

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

- Masing V., Rebane H. 1987. Changes in Järvselja Primeval Forest during 30 years. The Plant Cover of the Estonian SSR. Flora, Vegetation and Ecology. Tallinn. C. 60-66.
- Rebassoo, H. 1975. Vilsandi Riikliku Looduskaitseala taimkattest. (Ref.: Plant Cover of the Vilsandi State Nature Reserve. Реф.: О растительном покрове Вилсандиского государственного заповедника). Eesti NSV riiklike looduskaitsealade teaduslikud tööd II. Tallinn. C. 53-75.
- Reitalu, M. 1987. 25 aastat taimharulduste kaitsest Viidumäel. (Ref.: Twenty-five years of Protection of Rare Plants at Viidumäe. Реф.: 25 лет охраны редких видов растений в Вийдумяэ). Taimeriigi kaitsest Eesti NSV-s. Tallinn. C. 37-43.
- Ruus, E. 1975. Metsa ja soo vahelise dünaamika uurimisest Nigula Riiklikul Looduskaitsealal. (Ref.: Study of the Dynamics between Mire and Forest in the Nigula State Nature Reserve. Реф.: Об изучении динамики между лесом и болотом в Нигуласком государственном заповеднике). Eesti NSV riiklike looduskaitsealade teaduslikud tööd II. Tallinn. C. 104-119.
- Örd, A. 1988. Lahemaa Rahvusparki funtsionaalne tsoneering ja kaitsereežiimi alused. (Ref.: Functional Zoning of Lahemaa National Park and the Basis of its Protection Policy. Реф.: Разделение территории на функциональные зоны и основы охранного режима Лахемааского национального парка.) Lahemaa uurimused III. Tallinn. C. 5-15.
- Роосалусте Э.Й. 1985. Влияние осушения на растительность ключевого болота Вийдумяэского заповедника. (Ref.: Influence of Drainage on the Vegetation of Spring Fen in Viidumäe Nature Reserve.) Флора и растительность охраняемых территорий. Уч. зап. Тартуского ГУ, вып. 662. Тарту. С. 54-59.
- Цобель М. 1985. Динамика альварных экосистем в Эстонии. (Ref.: Dynamics of Alvar Ecosystems in Estonia). Флора и растительность охраняемых территорий. Уч. зап. Тартуского ГУ, вып. 662. Тарту. С. 72-94.
- Роосалусте Э.Й. 1988. Изменения растительного покрова на территориях Вийдумяэского и Нигулаского заповедников (Эст. ССР). Автореф. канд. б. наук. Вильнюс.

## 7 ПТИЦЫ И СУКЦЕССИЯ ЛЕСА

Пекка Хелле и Микко Мэнккэнен

### 1 В В Е Д Е Н И Е

Изобилие и строение царства пернатых в разных стадиях оборота леса интересуют ученых уже давно. Главной причиной для этого является то, что птицы в качестве богатой видами, многообразной группы точно отражают изменения, происходящие в строении растительного покрова по мере оборота леса. Сначала исследование было описательным, но в последствии оно начало получать все большую сосредоточенность на проблеме и теоретический вес; вопросы касались строения сообществ, конкуренции между видами, стабильности сообществ и скорости сукцессии, выбора места обитания отдельных видов, а также энергетики.

В настоящем докладе мы стремимся сделать краткий обзор о соотношении сукцессии леса и птиц в условиях зоны хвойных лесов. Мы не ограничиваемся лишь Эвразией, а в некоторых вопросах применяем с целью сравнения также сведения о Северной Америке.

### 2 Б О Р Е А Л Ь Н Ы Е С У К Ц Е С С И И Л Е С А

Давным-давно естественные лесные пожары сильно влияли на распределение возрастных классов лесов. Во многих местах северной зоны хвойных лесов средний интервал между лесными пожарами составил прибл. 100 лет. В настоящее время во многих областях, как например в Фенноскандии, лесные пожары могут быть эффективно предотвращены, и сукцессии леса начинаются с лесохозяйственных рубок. В условиях Фенноскандии лесные обороты могут быть разделены на сукцессии сухих и свежих минеральных лесных почв: в сухих местах произрастания сосна служит преобладающей древесной породой во время целого оборота, а в свежих местах произрастания начальная стадия сукцессии характеризуется сообществами, где преобладающими древесными породами служат лиственные породы, и на стадии климакса преобладающей породой является ель.

Наиболее значительная разница между лесным оборотом естественного состояния и лесоводческим лесным оборотом - эта не только изобилие гнилых и сгоревших деревьев в предыдущем случае, но и то, что при лесоводстве на свежих землях стремятся избавиться от лиственных низкоствольников или по крайней мере сильно сократить время их преобладания.

### 3    О С Н О В Н Ы Е    Ч Е Р Т Ы    С О О Б Щ Е С Т В    П Т И Ц    В С У К Ц Е С С И И    Л Е С А

Плотность гнездящихся птиц обычно увеличивается в сукцессии хвойных лесов, но часто максимум не достигается в самой поздней стадии. Это вызвано плотностью насекомоядных птиц, добывающих свое питание, в основном, с деревьев и кустов. Традиционно полагали, что плотность птиц прямо пропорциональна продуктивности места обитания, но при сравнении разновозрастных этапов леса нельзя так упрощая утверждать.

Таким же образом, как плотность птиц, увеличивается по мере сукцессии также и видовое многообразие. Также постоянный рост многообразия не является абсолютным правилом. Например в Северо-восточной Финляндии видовое многообразие достигает высоких значений в самом начале сукцессии. Это вызвано тем, что в ранних стадиях сукцессии обитают многие болотные птицы, в особенности кулики. Видами, которые наиболее абсолютно требуют определенной стадии лесной сукцессии, являются виды поздней стадии климакса, например сильно регрессировавшие в последние десятилетия: глухарь, кукушка, трехпалый дятел и буроголовая гаичка.

Традиционно полагают, что поздние стадии сукцессии более стабильные во времени, чем ранние. Это выведено прямо из того, что сукцессия определяется как процесс, в начале которого изменения являются быстрыми, и он оканчивается, когда изменения уже не происходят или они являются очень медленными. Стабильность может рассматриваться, например между стадиями сукцессии, изученными, например со скоростью изменения структуры сообщества птиц, но это нелегко по причине методических трудностей. Вторым способом рассмотрения стабильности является изучение количества годичной вариации, например в плотности птиц и разнообразии в разных стадиях сукцессии. Наши результаты от Северной Финляндии не поддерживают полагаемый рост стабильности по мере сукцессии.

### 4    Ч Т О    В А Ж Н О    В    С У К Ц Е С С И И    Л Е С А    С Т О Ч К И    З Р Е Н И Я    С О О Б Щ Е С Т В    П Т И Ц

Не многие черты в сукцессии сообществ птиц соблюдают ту же форму при сравнении Старого материка с Северной Америкой. Заключение например о росте плотности или многообразия по мере сукцессии являются грубыми обобщениями. Очень важная разница между разными частями Европы и Северной Америки - это отношение тропических перелетных птиц к лесной сукцессии. В лиственных лесах восточных частей Северной Америки они очень любят старые, сплошные леса. Гнездящиеся в Европе тропические перелетные птицы любят начальные и промежуточные стадии лесного оборота. В западных частях Северной Америки преимущество среди их мест обитания имеет во многих отношениях промежуточная форма. Этими различиями и объясняются другие различия свойств сообществ между континентами, например в степени специализации. При срав-

нении континентов, сообщества птиц хвойных лесов по мере сукцессии являются более похожими друг с другом чем сообщества лиственных лесов. Внутри Европы разница между сообществами птиц сукцессий хвойных и лиственных лесов меньше, чем в Северной Америке.

Исследования отношения сообществ птиц к сукцессии леса доказывают, что не безопасно обобщать результаты для очень обширной географической территории. Кроме того, важнейшие вопросы при изучении соотношений между сукцессией и птицами касаются чего-то другого, чем понятия самой сукцессии. Явления сукцессии растительности касаются растений; животные, и в особенности небольшие воробьиные, в качестве подвижных и сравнительно недолговечных живых организмов реагируют на свою окружающую среду в совсем ином временно-пространственном масштабе. Для большинства птиц стадии сукцессии представляют собой лишь ряд различных по своему облику и своим экологическим возможностям мест обитания.

## 5 ПРОБЛЕМЫ МАСШТАБА

Первостепенную важность с точки зрения охраны имеет познание того географического масштаба, в пределах которого проводится работа. С очень локальной точки зрения проблемы отличаются, например от взгляда, который охватывает зону растительности. В пределах всей зоны хвойных лесов сохранение видов птиц больше зависит от того, каковой будет динамика наших лесов в будущем. Это, в свою очередь, во многом связано с характером лесоводческих мероприятий человека. Например даже большая отдельная охраняемая территория может быть незначительной с точки зрения сохранения находящегося под угрозой исчезновения вида, если все остальное, окружающее лесное угодье представляет собой негодное для данного вида место обитания.

С точки зрения охраны природы мы хотим выдвинуть два обстоятельства. Во-первых, если где-то в области эффективного лесоводства остался участок старого леса, его нельзя возобновить на той "экологической" основе, что путем создания разновозрастных этапов леса многообразие организмов увеличивается. Определенное количество старого леса, естественно, должно существовать, чтобы смогли обеспечить благосостояние видов старого леса. Во-вторых, что касается лесоводческих сукцессий, у нас имеется чрезмерно разные этапы сукцессии, но почти нет образцов естественных сукцессий. По крайней мере в областях, где предотвращение лесных пожаров имеет длительные традиции и естественно родившихся насаждений нет, надо было бы подумать о возобновлении лесов такого типа на охраняемых природных территориях. Таким образом обеспечили бы с дальним прицелом естественную динамику леса также на охраняемых территориях, а с другой стороны предложили бы для исследования нужные важные области исследования.



## Л И Т Е Р А Т У Р А

- Adams, C.C. 1908. The ecological succession of birds. (Экологическая сукцессия птиц). - *Auk*.25: 109-153.
- Fox, J.F. 1983. Post-fire succession of small-mammal and bird communities. In: R.W. Wein & D.A. MacLean (eds.), *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*. (Послепожарная сукцессия сообществ мелких млекопитающих и птиц. В кн.: R.W. Wein & D.A. MacLean (ред.), *Роль пожара в северных полярных экосистемах*). John Wiley & Sons Ltd., New York.
- Helle, P. 1985. Effects of forest regeneration on the structure of bird communities in northern Finland. (Воздействия лесовозобновления на структуру сообществ птиц в Северной Финляндии). - *Holarctic Ecology* 8:120-132.
- Helle, P. & Mönkkönen, M. 1989. Forest successions and bird communities: theoretical aspects and practical implications. In: A. Keast (ed.), *Biogeography and ecology of forest bird communities*. (Сукцессии леса и сообщества птиц: теоретические аспекты и практические последствия. В кн.: A. Keast (ред.), *Биогеография и экология сообществ лесных птиц*. Junk, The Hague.
- Mönkkönen, M. 1989. Why are area-sensitive tropical migrant passerines less prevalent in Europe than in North America?: a review of ideas and the difference in the history of avifaunas. (Почему территориально чувствительных тропических перелетных птиц меньше в Европе чем в Северной Америке?: рассмотрение идеи и разности в истории авифауны). *Am. Nat.*



## 8 АНАЛИЗ ДЕСЯТИЛЕТНЕГО ЦИКЛА НАБЛЮДЕНИЙ ЗА ПОСЛЕПОЖАРНОЙ СУКЦЕССИЕЙ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ В ОКСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Л. В. Кулешова

Пожары до настоящего времени остаются главным (исходно естественным) фактором возникновения длительных сукцессий сообществ на охраняемых природных территориях лесной зоны. Послепожарные сукцессии могут существенно воздействовать на структуру экосистем, а также состояние популяций растений и животных, охраняемых в заповедниках. Все это определяет необходимость всестороннего изучения изменений, захватывающих разные компоненты сообществ в ходе таких сукцессий.

**Материал и методика.** В настоящем сообщении обобщены прямые наблюдения за сукцессией в Окском заповеднике, вызванной пожаром лета 1972 г., известного необычной жарой и сухостью. Объектом изучения было сообщество птиц пострадавшего от пожара зеленомошного сосняка. Наблюдения проводились на двух стационарных площадях размером 600 x 200 м с использованием традиционной методики абсолютного учета птиц (Palmgren, 1930; Шапошников, 1938). На одной из них представлены природные комплексы со следами низового, верхового и торфяного пожаров, а также сообщества, граничащие с гарью; на другой - варианты тех же сообществ, но не поврежденные огнем.

Ниже рассматриваются материалы, относящиеся к лесной гари, образовавшейся в результате верхового и низового пожаров. В отличие от торфяной гари, где древостой был уничтожен пожаром сразу и изменения в населении птиц оказались резкими, разрушение древостоя на лесной гари растянулось на значительный отрезок времени; постепенными были и изменения в населении птиц. Последовательное рассмотрение этих изменений от 1973 к 1982 гг. позволяет проследить сукцессию сообществ птиц лесной гари в первые 10 лет после пожара во всей ее сложности. В поле нашего зрения была и полоса сосняка, граничащего с гарью, шириной 50 - 100 м, где также отмечены значительные изменения территориальной структуры населения птиц. На контрольной площади наблюдения велись с 1974 г.

# 1 СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ СОСНЯКА ЗЕЛЕНОМОШНОГО НА ГАРИ И ЗА ПРЕДЕЛАМИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПОЖАРА

Результаты многолетних наблюдений показали значительные различия в населении птиц гари и негоревшего сосняка. Индексы сходства Жаккара-Наумова (Чернов, 1975), рассчитанные для всех вариантов населения за 10 лет, показывают, что учетные пробы на разных площадях сильнее отличаются друг от друга, чем относящиеся к одной и той же площади. \*) Наибольшим сходством характеризуются результаты ежегодных наблюдений в негоревшем сосняке (рис. 1). Это дает основание принять за "точку отсчета" осредненную характеристику населения птиц, свойственную контрольной площади, тогда как применительно к сообществу птиц гари средние показатели используются далее лишь условно. Проведем параллельное сопоставление рассматриваемых сообществ птиц по основным структурным показателям.

## 1.1 ВИДОВОЙ СОСТАВ

В населении птиц участка зеленомошного сосняка (контроль) с 1974 по 1982 гг. участвовали 46 видов; в пересчете на 10 га число их колебалось от 28,3 до 46,7, в среднем 39,6. На сопоставимом по размерам участке гари за 10 прослеженных гнездовых сезонов было отмечено заметно большее число видов - 60. При этом их количество, отмечавшееся за один сезон, варьировало от 27,6 до 46,0 на 10 га, что весьма близко к установленному для контрольной площади; средний же показатель (35,7) оказался даже ниже (рис. 2а). Это свидетельствует о явно меньшей стабильности видового состава птиц гари по сравнению с негоревшим сосняком. Действительно, из рассмотрения последовательных списков видов следует, что здесь больше птиц, гнездившихся эпизодически, и, соответственно, меньше видов, слагающих относительно стабильное "ядро" населения - отмечавшихся на гнездовании как минимум пять из десяти сезонов. Первые виды по преимуществу специфичны для гари и вообще чужды коренному сообществу.

$$* K_n = \frac{\sum c_{\min} \cdot 100}{a + b - \sum c_{\min}} ;$$

индекс сходства двух сравниваемых вариантов, где

c = меньший (из двух) показателей обилия каждого вида  
a = суммарное обилие всех видов в одной группировке  
b = то же в другой.

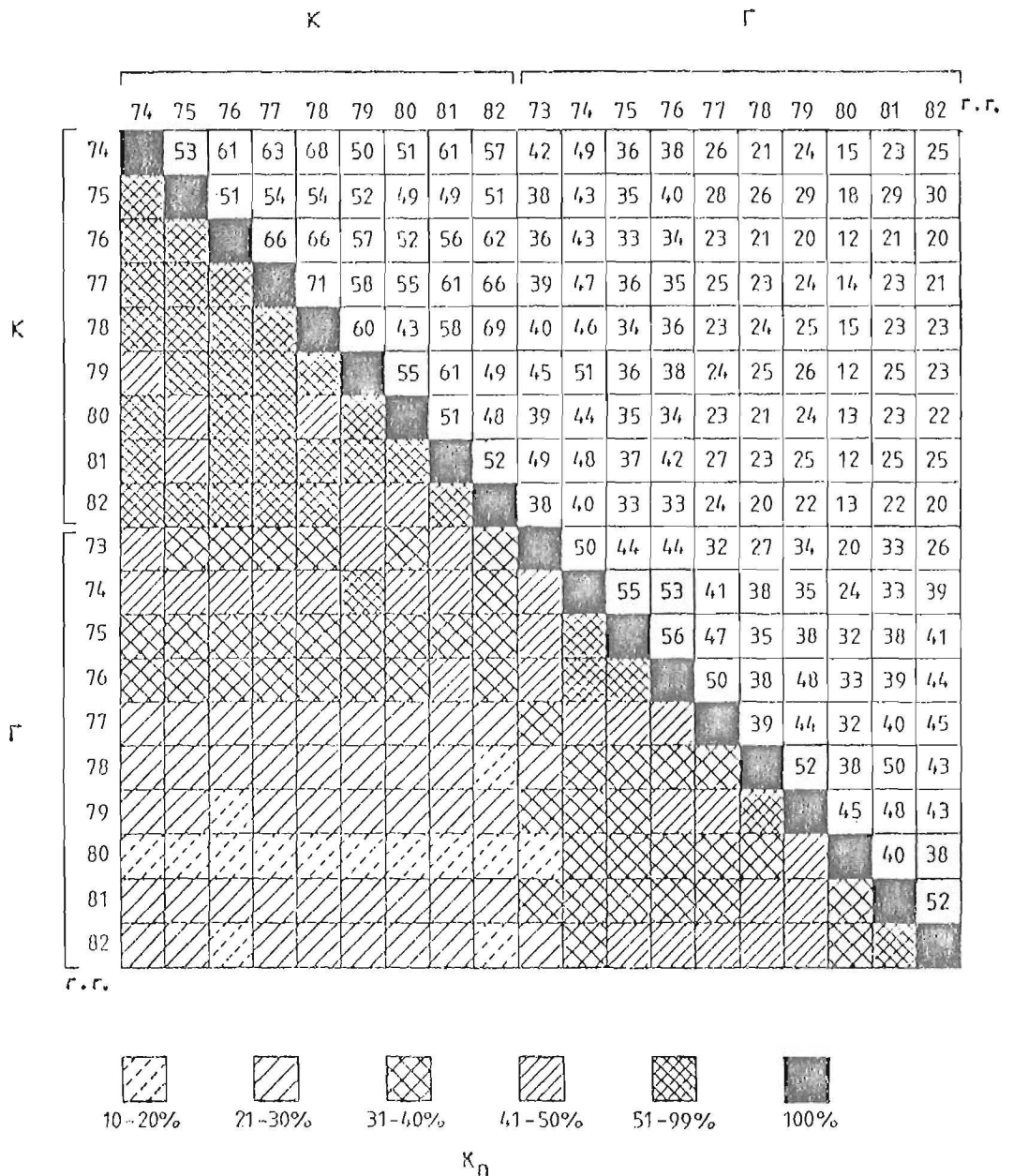


Рис. 1. Сходство погодичных вариантов населения птиц в Окском заповеднике на гари (г.), образовавшейся после пожара 1972 г., и в сосняке зеленомошном на контрольном участке (к).

Из 70 видов птиц, зарегистрированных на двух стационарах (суммарно), только на гари отмечено 25, а только в негари сосняке - всего 10 (таблица 1). Число таких видов в населении птиц гари колебалось по годам от 3 до 15, вклад их в общую численность птиц - от 9,1 до 34,1 %; на контрольной площади соответственно - от 0 до 5 и от 0 до 6,9 % (рис. 3).

Таблица 1. Виды птиц, использовавшие стационарные площади в гнездовые сезоны 1973 - 1982 гг.

Наблюдались только на контроле	Наблюдались только на гари	Наблюдались на контроле и на гари	
Accipiter gentilis	Buteo buteo	Tetrao urogallus	Turdus iliacus
Tetrastes bonasia	Aquila clanga	Tringa ochropus	Turdus philomelos
Columba palumbus	Falco peregrinus	Scolopax rusticola	Turdus viscivorus
Corvus corax	Falco vespertinus	Streptopelia turtur	Aegithalos caudatus
Sylvia atricapilla	Actitis hypoleucos	Cuculus canorus	Parus montanus
Regulus regulus	Columba oenas	Jynx torquilla	Parus cristatus
Ficedula parva	Strix aluco	Dryocopus martius	Parus major
Parus ater	Caprimulgus europaeus	Dendrocopos major	Sitta europaea
Parus caeruleus	Coracias garrulus	Dendrocopos minor	Certhia familiaris
Loxia pytyopsittacus	Upupa epops	Lullula arborea	Fringilla coelebs
	Picoides tridactylus	Anthus trivialis	Carpodacus erythrinus
	Motacilla alba	Oriolus oriolus	
	Lanius collurio	Garrulus glandarius	
	Lanius excubitor	Hippolais icterina	
	Sturnus vulgaris	Sylvia communis	
	Corvus cornix	Phylloscopus trochilus	
	Sylvia nisoria	Phylloscopus collybita	
	Sylvia borin	Phylloscopus sibilatrix	
	Ficedula albicollis	Phylloscopus trochiloides	
	Saxicola rubetra	Ficedula hypoleuca	
	Luscinia luscinia	Muscicapa striata	
	Turdus pilaris	Phoenicurus phoenicurus	
	Chloris chloris	Erithacus rubecula	
	Emberiza citrinella	Turdus merula	
	Emberiza hortulana		

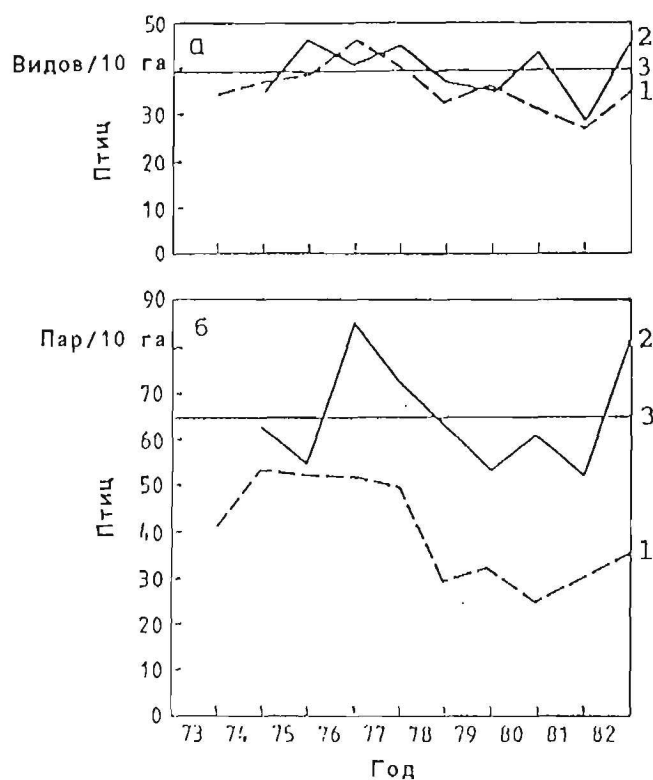


Рис. 2. Изменение по годам основных показателей структуры населения птиц: а) число видов; б) число особей. 1) гарь; 2) контроль; 3) средний показатель по 9-летним наблюдениям на контрольной площади.

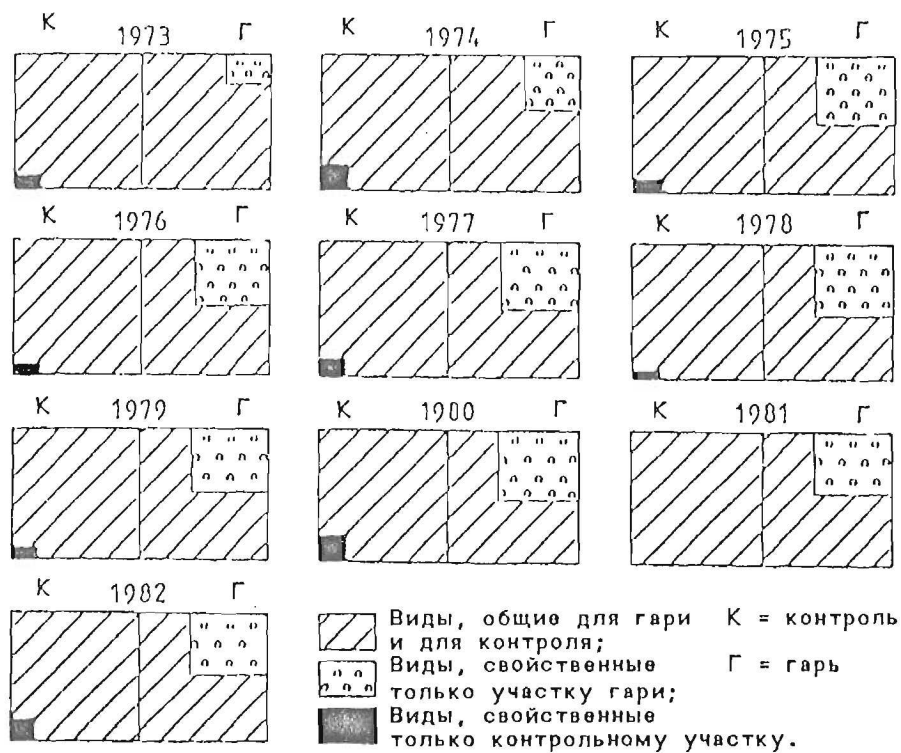


Рис. 3. Соотношение в населении птиц гарь и сосняка зеленомошного общих для изученных участков видов и специфичных для каждого из них.

## 1.2 ОБИЛИЕ ПТИЦ

Суммарная плотность птиц на контрольном участке изменялась по годам от 52,4 до 85,9, в среднем 65,6 пар на 10 га; для гари средний показатель 40,5 с амплитудой колебаний от 25,2 до 54,4 (рис. 26). Важно отметить, что в результате пожара показатели обилия доминирующих в населении видов уменьшились. Максимальные из наблюдавшихся на контрольной площади каждый год значений плотности (какого-либо вида) образуют за 9 лет следующий ряд - 14,3; 7,2; 15,2; 14,2; 14,5; 11,5; 11,5; 11,2; 17,7 (в среднем - 13,0); на гари - 10,6; 12,2; 8,4; 7,2; 8,3; 3,8; 4,8; 4,4; 5,1; 5,2 пары на 10 га (в среднем - 7,0). Изменилось и соотношение численности отдельных видов - судя по средним показателям, в сообществе птиц сосняка на контроле 10 % и более от всего состава населения достигают 4 вида, в то время как на гари лишь 2. Подтверждает эту закономерность и анализ всех погодичных вариантов населения птиц (таблица 2).

Таблица 2. Изменения количества доминантов в населении птиц

Количество видов с долей участия не менее 10 % от общей численности птиц	Число рассмотренных (погодичных) вариантов населения птиц	
	Контроль	Гарь
1	1	5
2	4	3
3	3	2
4	1	-
Всего	9	10

## 1.3 СТАБИЛЬНОСТЬ ГРУППИРОВОК

Важной характеристикой сообществ служит показатель стабильности популяций слагающих их видов. Для ее оценки использован коэффициент вариации показателя обилия. Анализ в этом аспекте всего состава птиц рассматриваемых сообществ обнаружил заметные различия. В населении контрольной площади пятая часть видового состава приходится на птиц, обилие которых варьировало незначительно (коэффициент вариации менее 25 и от 25 до 50 %). В сукцессионном ряду населения птиц на гари виды с коэффициентом вариации обилия менее 25 % вообще отсутствуют, а со значением его от 25 до 50 % составляют лишь 4 % общего списка; несколько выше здесь доля видов, образующих наиболее динамичную часть сообщества, коэффициент вариации для которых превышает 100 %. Стабильность населения птиц в целом на гари в 1,3 раза ниже.

#### 1.4 ХАРАКТЕР ПОГОДИЧНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ

Для оценки масштаба изменений в населении птиц от года к году и выявления их направленности была использована осредненная характеристика сообщества, полученная по материалам 9-летних наблюдений на контрольной площади. По отношению к сукцессии на гари она может быть принята за исходную точку всего прослеженного ряда. На основе индексов сходства разногодичных вариантов населения с этой осредненной характеристикой, была построена кривая, характеризующая изменения сообществ птиц гари за весь цикл наблюдений. График показывает нарастание различий по направлению от первых лет после пожара к концу срока наблюдений - индекс сходства соответственно снижается от 54 - 47 до 25 - 17 % (рис. 4а). Эта тенденция хорошо просматривается и при общем сравнении по годам числа видов и в особенности числа особей (рис. 2а, б); в данном случае показатель плотности населения как бы суммирует состояние популяций всех видов птиц.

Оценка погодичных изменений на контрольной площади была проведена на основе индекса сходства вариантов населения птиц разных лет с относящимся к первому году наблюдений (1974). График, построенный для негоревшего сосняка, отражает колебания индекса сходства населения птиц с амплитудой от 68 до 50 % при интервале между минимальными показателями в 5 лет (рис. 4б).

#### 2 Х О Д П О С Л Е П О Ж А Р Н О Й С У К Ц Е С С И И Н А У Р О В Н Е П О П У Л Я Ц И Й О Т Д Е Л Ь Н Ы Х В И Д О В

Популяционный "отклик" разных видов птиц на послепожарные изменения среды выражается в специфическом характере динамики их численности. Такие индивидуальные особенности прослежены для всех 70 видов. Вместе с тем, имеется и определенное сходство, которое проявляется прежде всего в совпадении по годам подъемов и спадов обилия. Исходя из этого, удается выделить несколько вариантов хода изменения численности птиц на гари. В качестве критерия для группирования видов по этому принципу использованы коэффициент корреляции изменений численности за весь ряд наблюдений (принимались во внимание показатели не ниже 50 %). Кривые, построенные по сумме показателей для всех видов, отнесенных к тому или иному варианту, в обобщенном виде отражают главные тенденции, определяющие каждый год структуру всего сообщества птиц. Для каждого из вариантов можно назвать один "главный" вид, изменения численности которого в наибольшей степени соответствуют осредненной картине.

##### 2.1 КОНТРОЛЬНАЯ ПЛОЩАДЬ

Данные, полученные на контрольной площади, позволяют отделить реакцию птиц на последствия пожара от проявлений многолетней динамики численности. По изменениям, прослеженным здесь, дифференцируются 7 вариантов, "главными"

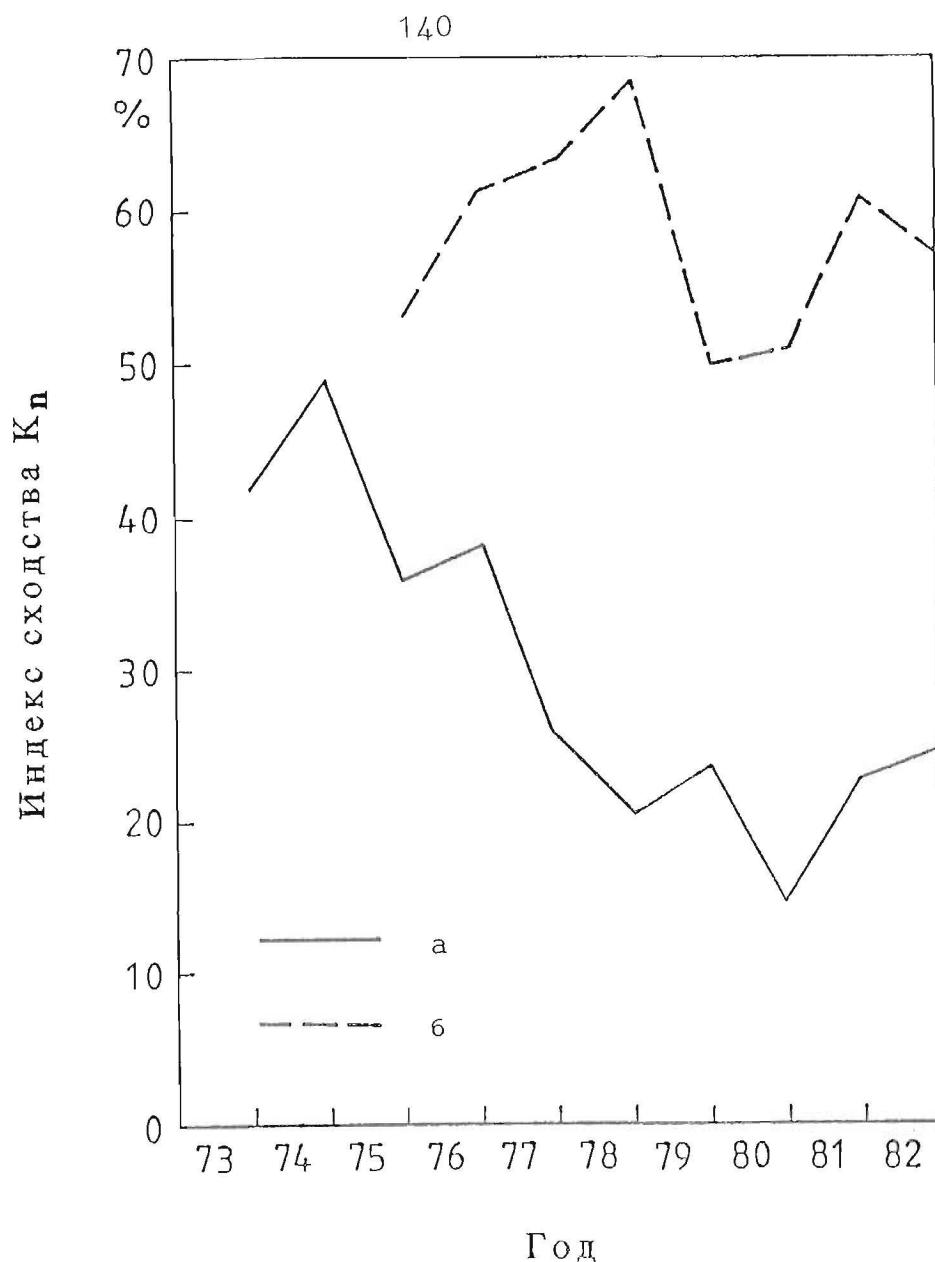


Рис. 4. Многолетние изменения в населении птиц: а) сходство погодичных проб гари с осредненной за 9 лет характеристикой населения птиц на контроле; б) сходство погодичных проб на участке зеленомошного сосняка (контроле) с характеристикой птиц по данным наблюдений летом 1974 г.

видами для которых оказываются следующие: *F. coelebs*, *Ph. phoenicurus*, *P. major*, *D. major*, *S. turtur*, *E. rubecula*. К настоящему варианту относятся разные по экологическому предпочтению птицы, естественных объединений в ценозах они не образуют. Сравнение кривых показывает, что население птиц на контрольной площади каждый год складывалось в результате разнонаправленных и разномасштабных изменений.

Так, можно говорить о близком ходе динамики у птиц, отнесенных к вариантам 1 и 4; одновременно кривая варианта 2 в основных чертах им противоположна. Несовпадения или совпадения на разных временных отрезках характерны и для остальных динамических кривых. Следует обратить внимание на то, что на контроле ни в одном случае не удалось проследить направленного изменения численности.



## 2.2 ГАРЬ

В отличие от контрольной площади, на гаревом участке изменения численности птиц в подавляющем большинстве имели тенденцию спада или роста. При этом проявлялись они разнообразно - от перехода за нулевой уровень (исчезновение или появление вида на гари) до слабо выраженных изменений обилия птиц.

Было выделено 10 вариантов реакции птиц на последствия пожара. В половине случаев они носили отрицательный характер, в половине же - положительный. Порядок их рассмотрения и нумерации на графике отражает последовательность проявления во времени спада или, соответственно, нарастания обилия птиц. Можно назвать в указанном порядке виды, олицетворяющие "поведение" целых групп птиц в послепожарной сукцессии - *R. regulus*, *P. major*, *F. coelebs*, *A. trivialis*, *T. merula* и далее *O. oriolus*, *P. tridactylus*, *J. torquilla*, *L. collurio*, *S. nisoria*. Рассмотрение полного видового состава птиц по выделенным вариантам динамики на фоне их размещения в ряду местообитаний Окского заповедника позволило проследить следующую закономерность. Оказалось, что виды, сгруппированные, казалось бы, по формальному признаку, представляют более или менее естественные объединения. В местных условиях они характеризуются сходными биотопическими предпочтениями, а в ряде случаев и предпочитаемым ярусом обитания.

### 2.2.1 В а р и а н т ы с о т р и ц а т е л ь н о й р е а к ц и е й н а п о с л е д с т в и я п о ж а р а

К первому из них отнесены птицы, отмечавшиеся на гнездовании в пределах контрольного участка, а на гари ни разу не наблюдавшиеся (см. таблицу 1). Среди них преобладают сравнительно малочисленные птицы, тяготеющие на территории заповедника к елово-сосново-березовым, елово-осиново-березовым, частью ольховым насаждениям и связанные, по преимуществу с кронами деревьев. Это прежде всего - *R. regulus*, *P. ater*, *L. pytyopsittacus*, *F. parva*, *S. atricapilla*.

Второй вариант реакции птиц характеризуется резким спадом обилия от первого после пожара года ко второму и довольно плавным снижением на протяжении ряда последующих лет. Такой ход динамики свойственен *P. montanus*, *P. major*, *D. major*, *Ph. collybita*, *T. viscivorus*, *Ph. trochiloides*, *A. caudatus*<sup>\*)</sup>, птицам, по преимуществу связанным с древесными кронами. В Окском заповеднике в целом они предпочитают сомкнутые березовые и сосново-березовые леса с участием в древостое ели, осины, широколиственных пород, а в дубовых редирах поймы редки или отсутствуют.

---

\*) Здесь и везде далее перечень видов дается в порядке убывания численности (в среднем за 10 лет)

Третий вариант изменений отличают подъем от первого года после пожара ко второму, следующий за ним четко выраженный спад, охвативший 6-летний отрезок времени, после чего намечается тенденция к подъему. Виды с таким ходом динамики на гари (*F. coelebs*, *F. hypoleuca*, *Ph. sibilatrix*, *Ph. trochilus*, *G. glandarius*) на всей территории заповедника широко используют ненарушенные и сравнительно мало нарушенные леса. Тем не менее, можно говорить о заметном предпочтении ими хвойно-широколиственных, березовых и широколиственных насаждений с просветами в древесном пологе. Преобладают виды, связанные с подкroновым пространством лесного сообщества. С этим можно связывать положительную их реакцию на первую стадию разрушения древостоя, отмеченную в 1974 г.

Виды, для которых прослежен подъем численности от 1973 к 1974-1975 гг., затем спад вплоть до 1978 г., а далее - незначительные изменения отнесены к четвертому варианту хода динамики. Это - *A. trivialis*, *M. striata*, *Ph. phoenicurus*, *S. turtur*, *P. cristatus*. В размещении по всей территории заповедника отчетливо проступает предпочтение ими разреженных сосновых боров и дубовых редиц в пойме р. Оки. По ценоотическому облику перечисленные виды - "лесные подкроники", или обитатели разреженных лесов и лесных окраин. Соответственно можно считать закономерным некоторое увеличение их численности в первые после пожара годы, когда изреживание древостоя стало уже заметным, но еще не зашло слишком далеко.

По схеме пятого из выделенных вариантов изменялась численность *S. europaea*, *T. merula*, *T. ochropus*, *T. philomelos*, *E. rubecula*, *T. urogallus*, *S. rusticola*. Эту группу птиц образуют виды, в целом тяготеющие к хвойно-широколиственным и широколиственным лесам; отчетливо преобладают среди них виды, связанные с нижними ярусами растительности. Общее падение обилия по сравнению с уже рассмотренными вариантами выражено менее резко. Для большей части перечисленных видов скопления из выпавших деревьев, образовавшихся уже в первой половине срока наблюдений, и куртины подроста, возникшие к концу, нивелировали отрицательные последствия пожара.

## 2.2.2      В а р и а н т ы   с   п о л о ж и т е л ь н о й р е а к ц и е й   н а   п о с л е д с т в и я п о ж а р а

Особенности шестого варианта: рост обилия на протяжении первых пяти лет существования гари, затем спад или стабилизация состояния популяции. По такому типу изменялась численность *O. oriolus*, *C. canorus*, *H. icterina*, *D. martius*, *C. familiaris*, *D. minor*. Анализ их размещения по всей территории заповедника показал, что заселяя разнообразные леса, они, тем не менее, явно предпочитают светлые лиственные насаждения, прежде всего пойменные дубравы и разреженные полянами ольшатники. Для этих лесных птиц, по экологической специализации "кронников" и "ствольников", благоприятным на гари оказалось, с одной стороны, изреживание древесного полога, с другой - возрастание количества погибающих, богатых насекомыми-ксилофагами деревьев.

Седьмой вариант изменений численности на гари характеризуется ростом ее в первые годы с последующим резким спадом, причем с пятого года после пожара птицы этой группы вообще избегали горевшего участка. Так реагировали на последствия пожара виды, по преимуществу чуждые соснякам. Два из восьми видов - *P. tridactylus*, *F. albicollis* - за пределами горельник в заповеднике вообще не наблюдались; остальные - *T. pilaris*, *S. vulgaris*, *M. alba*, *S. borin*, *B. buteo*, *C. cornix* - в целом тяготеют к пойменным редколесьям и кустарникам, прирусловым отмелям.

Виды, объединенные восьмым динамическим вариантом, появились на гари только на четвертый год после пожара, когда древостой уже значительно изредился. Это птицы редин и полян в пойменных дубравах, заливных лугов с куртинами деревьев и кустарников. К ним относятся *L. arborea*, *C. europaeus*, *J. torquilla*, *U. eops*, *A. hypoleucos*, *E. hortulana*, *C. oenas*, *L. excubitor*.

Следующий вариант хода численности птиц на гари (9) характеризуется нарастанием обилия в первые пять лет с пиком в 1977 году, а затем стабилизацией. Это наблюдалось, с одной стороны, у лесных птиц, единичные встречи которых возможны в сосняках, но чаще по границе с другими местобитаниями (*T. iliacus*, *Ch. chloris*) с другой - у птиц, связанных с кустарниковыми зарослями, полностью чуждых коренным соснякам (*L. collurio*, *E. citrinella*, *S. communis*, *F. peregrinus*, *A. clanga*). Оптимум обитания первых на территории заповедника связан с ольховыми лесами и другой древесной растительностью низкой поймы; вторых - с пойменными зарослями, перемежающими луговые пространства.

Десятый вариант динамики объединяет птиц, которые появились на гари только на четвертый-пятый год после пожара и увеличивались в числе на протяжении последующих лет. Это - *S. nisoria*, *C. erythrinus*, *L. luscinia*, *S. rubetra*, *C. garrulus*, *S. aluco*. Все они, за исключением последнего вида, вообще чужды лесам, а в Окском заповеднике их размещение ограничено пойменными лугами и кустарниковыми зарослями.

---

С первого же года после пожара сукцессия населения птиц определялась изменениями разного характера - появлением новых, а также ростом обилия обитавших здесь ранее видов, или, напротив, исчезновением и спадом их обилия. При этом реакция на последствия пожара одних и тех же видов с течением времени не оставалась однозначной. В результате каждый год выделялся особым набором птиц, включенных в сукцессионные смены.

Наиболее чутко реагировали на изменения среды обитания после пожара лесные виды птиц, связанные с древесными кронами. Несколько в меньшей степени это касается "ствольников". Сравнительно с ними слабая реакция свойственна птицам, обитающим в приземном ярусе леса. Таким образом, рассматривая вертикальный разрез лесного сообщества, можно сказать, что при данном типе нарушений более устойчива его нижняя часть, тогда как верхняя весьма динамична.

Интересна последовательность включения в сукцессию видов, различающихся по характеру предпочитаемых в условиях Окского заповедника местообитаний. У птиц сомкнутых лесов избегание гари проявилось уже с первых лет после пожара, в то время как у обитателей разреженных боров и дубрав значительно позже. Источником вселения на гарь птиц в первые годы служили светлые пойменные леса, позднее - уже не лесные местообитания речной поймы. Следовательно, сукцессия птиц после пожара на изученной площади была следствием территориального перераспределения в популяциях птиц всей системы природных комплексов Окского заповедника.

Для охраняемых природных территорий, приуроченных к областям повышенной подверженности пожарам, такие пульсирующие изменения в пространственной структуре населения птиц закономерны. Они могут приводить к появлению новых видов, временно обогащая местную фауну. В Окском заповеднике такими видами оказались *Picoides tridactylus*, *Ficedula albicollis*; для первого вида изучавшийся участок гари стал новой точкой гнездования у южной границы ареала, для второго - на северном пределе распространения.

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

- Palmgren P. 1930. Quantative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Waldern Sudfinnlands. "Acta zool. Fenn.", Nr. 7.
- Шапошников Ф.Д. 1938. Опыт количественного учета орнитофауны в лесном заказнике Пустынской биологической станции ГГУ. Уч. зап. Горьковского ун-та, вып. 8.
- Чернов Ю.И. 1975. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа. "Методы почвенно-зоол. исследований." М.

## АДРЕСА АВТОРОВ

- Вяйсянен, Р. Главное управление водного хозяйства и окружающей среды,  
Сектор природоохранных исследований,  
П.Я. 250,  
00101 Хельсинки
- Кукк, Ю. Эстонский НИИ лесного хозяйства и охраны природы,  
202400 Тарту
- Кулешова Л.В. ВНИИприрода,  
Госкомприрода СССР,  
113628 Москва,  
Знаменские сады
- Кузнецов, О.Л. Карельский филиал Академии наук СССР,  
18560, Петрозаводск,  
Ул. Пушкинская, 11
- Линдхолм, Т. Главное управление водного хозяйства и окружающей среды,  
П.Я. 250,  
00101 Хельсинки
- Максимов, А.И. Карельский филиал Академии наук СССР,  
18560, Петрозаводск,  
Ул. Пушкинская, 11
- Мёнккёнен, М. Кафедра зоологии,  
Университет г. Оулу,  
90570 Оулу
- Нухимовская, Ю.Д. Центральная научно-исследовательская лаборатория охотничьего хозяйства и заповедников Главохоты РСФСР,  
129347 Москва,  
Лосиноостовская лесная дача, кв. 18
- Руухиярви, Р. Лаборатория экологии,  
Фабианинкату 24,  
00100 Хельсинки
- Филимонова, Л.В. Карельский филиал Академии наук СССР,  
18560, Петрозаводск,  
Ул. Пушкинская, 11
- Хаапанен, А. Министерство окружающей среды Финляндии,  
Бюро по вопросам охраны природы,  
П.Я. 399,  
00121 Хельсинки
- Хелле, П. НИИ охотничьего и рыбного хозяйства,  
Отдел по исследованию охотничьей фауны,  
Станция по исследованию охотничьей фауны в Мелтаус,  
97340 Мелтаус

## VESI- JA YMPÄRISTÖHALLINNON JULKAISUJA - sarja A

41. Siuntionjokineuvottelukunta: Siuntionjoen vesistön käytön ja suojelun yleissuunnitelma. Helsinki 1989.
42. Vilhunen, Olli: Hankoa ympäröivän merialueen tila vuosina 1976 - 1986. Helsinki 1989.
43. Vantaanjoen vesistön vesiensuojelun toimenpideohjelma. Helsinki 1990.
44. Jeltsch, Ulrich: Saastuneiden maa-alueiden kunnostus. Helsinki 1990.
45. Ahtiainen, Marketta: Avohakkuun ja metsäojituksen vaikutukset purovesien laatuun. Helsinki 1990.
46. Heikkilä, Raimo: Vaasan läänin uhanalaiset suokasvit. Helsinki 1990.
47. Korkka-Niemi, Kirsti: Tutkimus kaivovesien happamoitumisesta Suomessa. Helsinki 1990.
48. Kauppi, Lea; Sandman, Olavi; Knuuttila, Seppo; Eskonen, Kristiina; Liehu, Anita; Luokkanen, Sinikka & Niemi, Maarit: Maankäytön merkitys vesien käytölle haitallisten sinileväkukintojen esiintymisessä. Helsinki 1990.
49. Heikkinen, Kaisa & Visuri, Anna: Orgaanisten aineiden merkityksestä ja pidättymisestä virtaavan veden ekosysteemeissä.  
Heikkinen, Kaisa & Visuri, Anna: Turvetuotannon typpikuormituksen vaikutuksista virtaavissa vesissä. Helsinki 1990.
50. Pitkänen, Heikki; Kangas, Pentti; Sarkkula, Juha; Lepistö, Liisa; Hällfors, Guy & Kauppila, Pirkko: Veden laatu ja rehevyys Itäisellä Suomenlahdella. Raportti vuosien 1987 - 88 tutkimuksista. Helsinki 1990.
51. Hirvi, Juha-Pekka (toim.): Suomenlahden öljyvahinko 1987. Helsinki 1990.
52. Levinen, Riitta: Puhdistamolietteen viljelykäytön edellytykset. Helsinki 1990.
53. Niemi, Reino A: Makrofyytit vesien tilan seurannassa. Helsinki 1990.
54. Lammassaari, Veikko: Uitto ja sen vesistövaikutukset. Helsinki 1990.
55. Kainuun vesi- ja ympäristöpiirin toiminnan suuntaviivat 1990-luvun alkupuoliskolla. Helsinki 1990.
56. Perälä, Jaakko & Reuna, Marja: Lumen vesiarvojen alueellinen vaihtelu Suomessa. Helsinki 1990.
57. Haja-asutuksen vedenhankinnan kehittäminen. Helsinki 1990.
58. Puustinen, Jukka: Typen merkitys rannikkovesien rehevöitymisessä. Helsinki 1990.
59. Oulun vesi- ja ympäristöpiiri: Pohjois-Pohjanmaan vedet ja ympäristö 1990-luvulla. Helsinki 1990.
60. Saviranta, Leena & Katko, Tapio (toim.): Kansainvälinen vesihuollon vuosikymmen 1981 - 1990 Suomessa. Helsinki 1990.
61. Katko, Tapio (ed.): The international drinking water and sanitation decade 1981 - 1990 in Finland. Helsinki 1990.
62. YV-projekti: Kokemuksia osallistumisesta ja vaikutusten arvioinnista vesiensuojelun suunnittelussa. Helsinki 1990.
63. Antikainen, Sari; Smolander, Ulla & Järvinen, Olli: Näytteenottomenetelmän luotettavuus luonnonvesien raskasmetalliseurannassa. Helsinki 1990.
64. Saarela, Jouko: Kaivosjätteiden geoteknisistä ominaisuuksista ja ympäristövaikutuksista. Helsinki 1990.
65. Turun vesi- ja ympäristöpiiri: Vesien käyttö ja hoito 1990-luvulla Varsinais-Suomi ja Etelä-Satakunta. Helsinki 1990.
66. Mukherjee, Arun B: The use of chlorinated paraffins and their possible effects in the environment. Helsinki 1990.
67. Assmuth, Timo: Kaatopaikkojen ongelmajätteiden ympäristövaikutukset. Riskikaatopaikkatutkimuksen pääraportti. Helsinki 1990.
68. Porvoonjoen kuormitus selvitystyöryhmä; Lehtonen, Eija & Penttilä, Sirpa (toim.): Porvoonjoen kuormitus selvitys. Helsinki 1991.
69. Mikkelin vesi- ja ympäristöpiiri: Mikkelin läänin vesien hoito 1990-luvulla. Helsinki 1991.
70. Louekari, Kimmo; Saarikoski, Heli & Joki-Kokko, Eeva: Kadmium ympäristössä. Helsinki 1991.
71. Kokkolan vesi- ja ympäristöpiiri: Keski-Pohjanmaan vedet ja ympäristö. Helsinki 1991.
72. Freindling, Alexander & Heitto, Lauri: Primary production of inland waters. Helsinki 1991.
73. Pennanen, Jussi: Toutain Kokemäenjoen keskiosan ja Loimijoen järjestelyn vaikutusalueella. Helsinki 1991.

74. Hildén, Mikael; Hakaste, Tapio; Korhonen, Pekka & Rahikainen, Eljas: Kokemäenjoen keskiosan ja Loimijoen kalatalouden intressianalyysi. Helsinki 1991.
75. Ihme, Raimo; Heikkinen, Kaisa & Lakso, Esko: Pintavalutus turvetuotantoalueiden valumavesien puhdistuksessa. Helsinki 1991.
76. Pasanen, Jaana: Öljyisen maan ja jätteen mikrobiologinen puhdistus. Helsinki 1991.
77. Ihme, Raimo; Isotalo, Lauri; Heikkinen Kaisa & Lakso, Esko: Turvesuodatus turvetuotantoalueiden valumavesien puhdistuksessa.  
Ihme, Raimo; Heikkinen Kaisa & Lakso, Esko: Laskeutusaltaiden toimivuuden parantaminen turvetuotantoalueiden valumavesien käsittelyssä.  
Ihme, Raimo; Heikkinen Kaisa & Lakso, Esko: Turvetuotantoalueiden kuormituksen pidättäminen sarkaojiin. Helsinki 1991.
78. Rantala, Aulis (toim.): Vesistöjen kalkitus happamien sulfaattimaiden vaikutusalueella. Helsinki 1991.
79. Kiiminkijoen vesiensuojelusuunnittelun työryhmä; Hynninen, Pekka (toim.): Kiiminkijoen vesiensuojelusuunnitelma. Helsinki 1991.
80. Keski-Suomen vesi- ja ympäristöpiiri: Keski-Suomen kehittyvät vesivarat. Helsinki 1991.
81. Haapala, Kirsti & Eurén, Maija: Luonnonvesien ja jätevesien kiintoainemäärityksen ongelmista. Helsinki 1991.
82. Laine, Anne & Heikkinen, Kaisa: Turvetuotannon kalastovaikutukset. Helsinki 1991.
83. Vesihuoltolaitokset 31.12.1988 ja 31.12.1989. Helsinki 1992.
84. Sandman, Olavi; Turkia, Jaana & Huttunen, Pertti: Paleolimnologinen tutkimus metsäojituksen ja -lannoituksen vesistövaikutuksista Juupajoen Kalliojärven alueella. Helsinki 1992.
85. Helsingin vesi- ja ympäristöpiiri: Uudenmaan ja Etelä-Hämeen vedet. Helsinki 1991.
86. Roila, Tuija: Pienvesien happamoitumisen seuranta vuosina 1979 - 1989.  
Roos, Jaana: Puskurikapasiteetin muutokset eräissä pienjärvisissä vuosien 1937 - 48 ja 1988 välillä. Helsinki 1992.
87. Ollikainen, Minna: Karjalan Pyhäjärven tila 1980-luvulla sedimentin piilevien ilmentämänä. Helsinki 1992.
88. Lepistö, Liisa: Planktonlevien aiheuttamat haitat. Helsinki 1992.
89. Rantakangas, Jorma: Perkauksen aiheuttaman kiintoainevirtaaman ennakointi. Helsinki 1992.
90. Kaijalainen, Erkki (toim.): Sonkajärven reitin vesien käytön yleissuunnitelma. Helsinki 1992.
91. Salo, Simo: The fate of chemicals spilled on water. A literature review of physical and chemical processes. Helsinki 1992.
92. Mäkirinta, Urho & Tolonen, Pasi: Vaalan Järvikylän järvien kasvillisuus järvien tilan kuvaajana. Helsinki 1992.
93. Mäkirinta, Urho: Muutoksia Alavetelin Isojärven kasvillisuudessa 1973 - 1981. Helsinki 1992.
94. Nakari, Tarja: Porvoon edustan merialueen meriveden vaikutuksista sumpputettujen ja luonnonkalojen elintoimintoihin. Helsinki 1992.
95. Torpström, Heikki & Lappalainen, Matti: Järvien biomanipulaation perusteita ja käytännön mahdollisuuksia. Helsinki 1992.
96. Salonen, Seija; Frisk, Tom; Kärmeniemi, Tellervo; Niemi, Jorma; Pitkänen, Heikki; Silvo, Kimmo & Vuoristo, Heidi: Fosfori ja typpi vesien rehevöittäjinä - vaikutusten arviointi. Helsinki 1992.
97. Assmuth, Timo; Strandberg, Tapio; Joutti, Anneli & Kalevi, Kirsti: Kemiaalisesti saastuneiden maa-alueiden tutkimusmenetelmät. Helsinki 1992.
98. Kivimäki, Anna-Liisa: Tekopohjavesilaitokset Suomessa. Helsinki 1992.
99. Tanninen, Risto: Arvot ja asenteet Pyhäjoen vesiensuojelusuunnittelussa. Helsinki 1992.
100. Kuopion vesi- ja ympäristöpiiri: Rautalammin reitin vene- ja retkisatamasuunnitelma. Helsinki 1992.
101. Eloheimo, Karri: Veneily ja sen ympäristövaikutukset. Helsinki 1992.
102. Sytyke 16. Sannholm, Gun & Söderström, Mirja: Entsyymikäsittelyn merkitys sulfaattimassan valkaisuissa. Helsinki 1992.
103. Sytyke 9. Raitio, Laura: Siistausprosessin ympäristökuormitus. Helsinki 1992.
104. Sytyke 17. Jantunen, Esko: Jätevesipäästötön paperitehdas. Helsinki 1992.
105. Sytyke 10. Lehtinen, K.-J. & Tana: Effects in mesocosms exposed to effluents from bleached hardwood kraft pulp mill. Helsinki 1992.







